Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

H. AUTRUM MÜNCHEN
K. v. FRISCH MÜNCHEN
H. H. WEBER HEIDELBERG

44. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 73 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 18. AUGUST 1961)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1961

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 35.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1
Postfach 3027
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

44. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 6. (Schluß-)Heft

Seite

WAGNER, H. O., Schilddrüse und Federausfall. Mit 4 Textabbildungen . . . 565

KELLER, L. R., Untersuchungen über den Geruchssinn der Spinnenart *Cupiennius salei* KEYSERLING. Mit 30 Textabbildungen 576

NEUHAUS, W., Reaktionen des Hundes gegenüber Filmen und seine Raumtiefewahrnehmung. Mit 3 Textabbildungen 613

BOGENSCHÜTZ, H., Vergleichende Untersuchungen über die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bei Fischen. Mit 13 Textabbildungen . . 626

KUNZE, P., Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Mit 23 Textabbildungen 656

Autorenverzeichnis 685

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 565—575 (1961)

Aus dem Übersee-Museum Bremen

SCHILDDRÜSE UND FEDERAUSFALL*

Von

HELMUTH O. WAGNER

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. April 1961)

Der Federausfall als Folge übernormaler Konzentration von Schilddrüsenhormonen im Organismus ist eingehend untersucht. Die Ergebnisse führten zu der Auffassung, die SCHILDMACHER (1960) in dem Satz zusammenfaßt: „Allgemein wird angenommen, daß die Schilddrüse eine wesentliche Rolle bei der Auslösung der Mauser spielt." Diese Aussage ist nur verständlich durch die Gewichtigkeit, welche der Ansicht ZAWADOWSKYs und ROCHLINs (1927, 1928) zugemessen wird, in Verbindung mit dem Beharrungsvermögen von Deutungen, die einmal in die Literatur aufgenommen sind. Spätere Gegenargumente von WOITKEWITSCH (1933, 1936a) WOITKEWITSCH und NOWIKOW (1936), KRÄTZIG (1937) und SULMAN und PEREK (1947) blieben unberücksichtigt.

Meine wichtigsten Ergebnisse gewann ich in der natürlichen Mauserperiode. Nur zwei mir bekannte Veröffentlichungen (SULMAN und PEREK 1947, SCHIEMENZ 1958) befassen sich mit Versuchen während dieser Zeit. Bis auf KOBAYASHI (1958) beschränken alle ihre Unterlagen auf das Großgefieder. Ich legte das Hauptgewicht auf die Kleinfedern, deren große Zahl die Reaktionsschwingungen eindeutiger wiedergibt. Im Februar ergaben Zählungen von beim Fang getöteten Buchfinken *(Fringilla coelebs)* 3773 (♂) und 3664 (♀) Federn, bei einer männlichen Weindrossel *(Turdus musicus)* 5226. Da alle Übergänge zu den Dunenfedern bestehen, wurden diese mitgezählt. Die Käfige der einzeln gehaltenen Vögel sind abgedeckt. Morgens werden die ausgefallenen Federn gezählt. Ein Teil, zumal die winzigen am Schnabel, um die Augen und zwischen den Schwungfedern, geht der täglichen Zählung verloren. Diese Fehlerquelle betrifft alle Vögel und wirkt sich bei Vergleichen nicht entscheidend aus.

Die Hormongaben erfolgten als Injektionen in die Brustmuskulatur. Ich verwandte anfangs Thyreoidin-Tabletten (Henning), später ausschließlich die Präparate Thyroxin „Roche" (1 cm³ entspr. 1 mg Thyroxin) und Thyreoidea „Henning" (1 cm³ entspr. 1 g frischer Drüse), letzteres konzentriert wie auch verdünnt im Verhältnis 1:9. Ob die verwandte Menge nach der Injektion voll zur Wirkung kommt,

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Die Hormonpräparate stellten großzügig zur Verfügung die Deutsche Hoffmann-La Roche AG, Grenzach-Baden, und die Dr. Georg Henning-GmbH, Berlin.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1
Postfach 3027
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

44. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 6. (Schluß-)Heft

Seite

WAGNER, H. O., Schilddrüse und Federausfall. Mit 4 Textabbildungen . . . 565

KELLER, L. R., Untersuchungen über den Geruchssinn der Spinnenart *Cupiennius salei* KEYSERLING. Mit 30 Textabbildungen 576

NEUHAUS, W., Reaktionen des Hundes gegenüber Filmen und seine Raumtiefewahrnehmung. Mit 3 Textabbildungen 613

BOGENSCHÜTZ, H., Vergleichende Untersuchungen über die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bei Fischen. Mit 13 Textabbildungen . . 626

KUNZE, P., Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Mit 23 Textabbildungen 656

Autorenverzeichnis 685

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 565—575 (1961)

Aus dem Übersee-Museum Bremen

SCHILDDRÜSE UND FEDERAUSFALL*

Von

HELMUTH O. WAGNER

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. April 1961)

Der Federausfall als Folge übernormaler Konzentration von Schilddrüsenhormonen im Organismus ist eingehend untersucht. Die Ergebnisse führten zu der Auffassung, die SCHILDMACHER (1960) in dem Satz zusammenfaßt: „Allgemein wird angenommen, daß die Schilddrüse eine wesentliche Rolle bei der Auslösung der Mauser spielt." Diese Aussage ist nur verständlich durch die Gewichtigkeit, welche der Ansicht ZAWADOWSKYs und ROCHLINs (1927, 1928) zugemessen wird, in Verbindung mit dem Beharrungsvermögen von Deutungen, die einmal in die Literatur aufgenommen sind. Spätere Gegenargumente von WOITKEWITSCH (1933, 1936a) WOITKEWITSCH und NOWIKOW (1936), KRÄTZIG (1937) und SULMAN und PEREK (1947) blieben unberücksichtigt.

Meine wichtigsten Ergebnisse gewann ich in der natürlichen Mauserperiode. Nur zwei mir bekannte Veröffentlichungen (SULMAN und PEREK 1947, SCHIEMENZ 1958) befassen sich mit Versuchen während dieser Zeit. Bis auf KOBAYASHI (1958) beschränken alle ihre Unterlagen auf das Großgefieder. Ich legte das Hauptgewicht auf die Kleinfedern, deren große Zahl die Reaktionsschwingungen eindeutiger wiedergibt. Im Februar ergaben Zählungen von beim Fang getöteten Buchfinken *(Fringilla coelebs)* 3773 (♂) und 3664 (♀) Federn, bei einer männlichen Weindrossel *(Turdus musicus)* 5226. Da alle Übergänge zu den Dunenfedern bestehen, wurden diese mitgezählt. Die Käfige der einzeln gehaltenen Vögel sind abgedeckt. Morgens werden die ausgefallenen Federn gezählt. Ein Teil, zumal die winzigen am Schnabel, um die Augen und zwischen den Schwungfedern, geht der täglichen Zählung verloren. Diese Fehlerquelle betrifft alle Vögel und wirkt sich bei Vergleichen nicht entscheidend aus.

Die Hormongaben erfolgten als Injektionen in die Brustmuskulatur. Ich verwandte anfangs Thyreoidin-Tabletten (Henning), später ausschließlich die Präparate Thyroxin „Roche" (1 cm³ entspr. 1 mg Thyroxin) und Thyreoidea „Henning" (1 cm³ entspr. 1 g frischer Drüse), letzteres konzentriert wie auch verdünnt im Verhältnis 1:9. Ob die verwandte Menge nach der Injektion voll zur Wirkung kommt,

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Die Hormonpräparate stellten großzügig zur Verfügung die Deutsche Hoffmann-La Roche AG, Grenzach-Baden, und die Dr. Georg Henning-GmbH, Berlin.

ist unsicher. Nicht selten tritt ein Teil der Flüssigkeit aus dem Stichkanal aus, sobald das Tier sich bewegt. Eine weitere unkontrollierbare Fehlerquelle ist die Stimmung, der physiologische Zustand des Vogels.

Ich verwendete bis auf die Japanischen Mövchen, die domestizierte Form des Indischen Bronzemännchens (*Uroloncha striata* L.), Wildvögel. Stückzahl jeder Art und Gesamtzahl der Versuche, von denen sich einzelne bis zu 5 Monaten ausdehnten, sind in Tabelle 1 angegeben.

Tabelle 1. *Verwendete Arten und Zahl der mit jeder gemachten Versuche*

Stück	Art	Versuche
4	*Serinus serinus* L. (Girlitze) . .	4
4	*Carduelis spinus* L. (Zeisige) . . .	7
2	*C. flavirostris* L. (Berghänflinge) .	2
14	*Fringilla montifringilla* L. (Bergfinken)	40
4	*Uroloncha striata* L. (Japan. Mövchen, domestizierte Form des Indischen Bronzemännchens) .	4
5	*Turdus musicus* L. (Weindrosseln)	10
2	*T. philomelos* BREHM (Singdrosseln)	2
2	*T. merula* L. (Schwarzdrosseln) .	4
2	*Erithacus rubecula* L. (Rotkehlchen)	2
1	*Sturnus vulgaris* L. (Star)	2
1	*Liothrix luteus* SCOP. (Sonnenvogel)	1
1	*Eulabes religiosa* L. (Kl. Beo) . .	1
3	*Sylvia atricapilla* L. (Mönchsgrasmücke)	4
1	*Sylvia curruca* L. (Zaungrasmücke)	1

Die Möglichkeit einer Parallelität von Federausbildungsprozeß und Schilddrüsenentwicklung ist wiederholt untersucht. Die Ergebnisse sind nicht eindeutig (Zusammenfassung HÖHN 1950). Die verstärkte Sekretion der Schilddrüse kann bei erwachsenen Tauben mit dem Massenwachstum des Gefieders zusammenfallen (WOITKEWITSCH 1936a), in den Wintermonaten (RIDDLE u. FISHER 1925) oder in der Aufzucht- und Mauserperiode liegen (ELTERICH 1936). Ebenso uneinheitlich sind die Untersuchungsergebnisse bei *Passer domesticus*. In Moskau fällt die Aktivitätsperiode mit dem Federwechsel zusammen (WOITKEWITSCH u. NOWIKOW 1936), in Ungarn verteilt sich ein unregelmäßiges Auf und Ab über das ganze Jahr (GÁL 1940), und in Nordamerika liegt sie in den Wintermonaten, besonders bei niedrigen Temperaturen (STARBRUCK MILLER 1939). Von den deutschen Sperlingen sind 2 Perioden erhöhter Schilddrüsenfunktion nachgewiesen: im Frühjahr und zur Zeit der spätsommerlichen Mauser (KÜCHLER 1935). Beim Weißkronenfink (*Zonotrichia leucophrys* FORSTER) liegt diese Periode im Staate Washington zwischen Oktober und April (WILSON u. FARNER 1960). Solche uneinheitlichen Ergebnisse lassen vermuten, daß auf den jahreszyklischen Ablauf der Schilddrüsentätigkeit kein allgemeines Schema anzuwenden ist (KOBAYASHI, GORBMAN u. WOLFSON 1960). Weiter taucht der Verdacht ungleichwertiger Versuchsbedingungen und ungleichen Materials auf. Es besteht die Möglichkeit einer Korrelation mit anderen Hormonen

(v. Buddenbrock 1950) und Außenfaktoren wie Witterung und Tageslänge (Wilson u. Farner 1960).

Die Folgen von Hyperthyreoidie auf das Allgemeinbefinden sind nicht zu übersehen. Bei einem Teil der Versuchsvögel Zawadowskys und Rochlins (1927) (*Corvus cornix, Garrulus glandarius, Pyrrhula vulgaris* u. a.) folgte einem stark gedrückten Zustand oft der Tod. Die Ursache dürfte eine Steigerung der Herzfrequenz bis auf das Dreifache nach chronischen Schilddrüsengaben sein (Driesen 1953). Hiermit verbunden ist bis zur Erreichung eines kritischen Zustandes eine erhöhte Aktivität der Vögel (Merkel 1958). Einen Federausfall mit tödlichen Folgen erhielten auch Lesher und Kendeigh (1941), sobald sie die Lichtphase von 15 auf 8 Std verkürzten; *8 Zonotrichia leucophrys* begannen 10 Tage später mit einem Verlust von täglich über 200 Federn. Ihr Gewicht sank stark, und 21 Tage nach der Umschaltung war der letzte gestorben. Eine ursächliche Deutung fehlt.

Entscheidend für Zeit und Intensität des Federausfalls sind anscheinend mehrere Faktoren, welche den physiologischen Zustand bestimmen. Eigene laufende Untersuchungen weisen auf die Geschlechtshormone als bedingten Zeitgeber hin. Kobayashi (1958) untersuchte 19 Arten, von denen nur drei, nämlich Wachteln (*Coturnix coturnix* L.), die domestizierten Mövchen (*Uroloncha striata* L.) und Wellensittiche (*Melopsittacus undulatus* L.) auf Schilddrüsengaben positiv ansprachen. Seine Auffassung, daß nur Jahresbrüter mit Federausfall reagieren, scheint mir nicht überzeugend. Ich halte es für möglich, daß unter den restlichen Arten bei weiteren Untersuchungen auch weitere ansprechen.

Eine Beschleunigung des Gefiederwechsels durch Schilddrüsengaben während der Mauser bei Tauben teilen Larionov und Kusmina (1931) mit. Schiemenz (1958) glaubt, bei einem weiblichen Habicht (*Accipiter gentilis* L.) durch Verfütterung von Schafschilddrüse die Mauserperiode verkürzen zu können. Nachdem Herr Schiemenz freundlichst mir mehrmals Einzelheiten mitteilte, kam ich zu der Überzeugung, daß er während des mehrmonatigen Federwechsels durch das Verfüttern von Schilddrüse zweimal zusätzlich einen künstlichen Federausfall auslöste. Hierdurch kann beim Habicht wie bei den Tauben eine Verkürzung erzielt werden, da die bereits erneuerten Federn anscheinend kein zweites Mal ausfallen. Überraschend ist die stets gleiche Aufeinanderfolge der ausfallenden Schwingen- und Schwanzfedern (Larionov und Kusmina 1931, Schiemenz 1958). Wahrscheinlich ist das Schema an einen Wirkungsmechanismus gebunden, der unbeeinflußt von der Ursache des Ausfalls arbeitet. Die Unabhängigkeit der Gefiedererneuerung von der Konzentration der Schilddrüsenhormone im Organismus wiesen Sulman und Perek (1947) auf chemischem Wege nach. Sie schalteten durch Thiouracil die bekannte Tätigkeit der Schilddrüse während der Mauser aus. Der Stoffwechsel wurde gesenkt, die Mauser aber nicht verhindert. Die künstliche Herabsetzung der Hormonkonzentration löste sogar den Federwechsel entsprechend der Dosis verfrüht im August bzw. September — im Vergleich zu den Kontrollhühnern im Oktober — aus. Demgegenüber stehen Versuche mit schilddrüsenlosen, nicht mausernden Tieren, die jedoch nach Buddenbrock (1950) wenig beweiskräftig sind. Erfahrungsgemäß kann bei gekäfigten Vögeln, deren physiologisches Gleichgewicht stark gestört ist, der Gefiederwechsel unterbleiben.

a) Versuche in der Mauserperiode

Vier *Carduelis spinus*, Gewicht 13—15 g, und zwei *C. flavirostris* mit je 18—20 g erhielten vom 10. Juni bis zum 4. Dezember alle 14 Tage eine Injektion von 0,1 cm³ Thyreoidea der 1:9 verdünnten Lösung. Zur

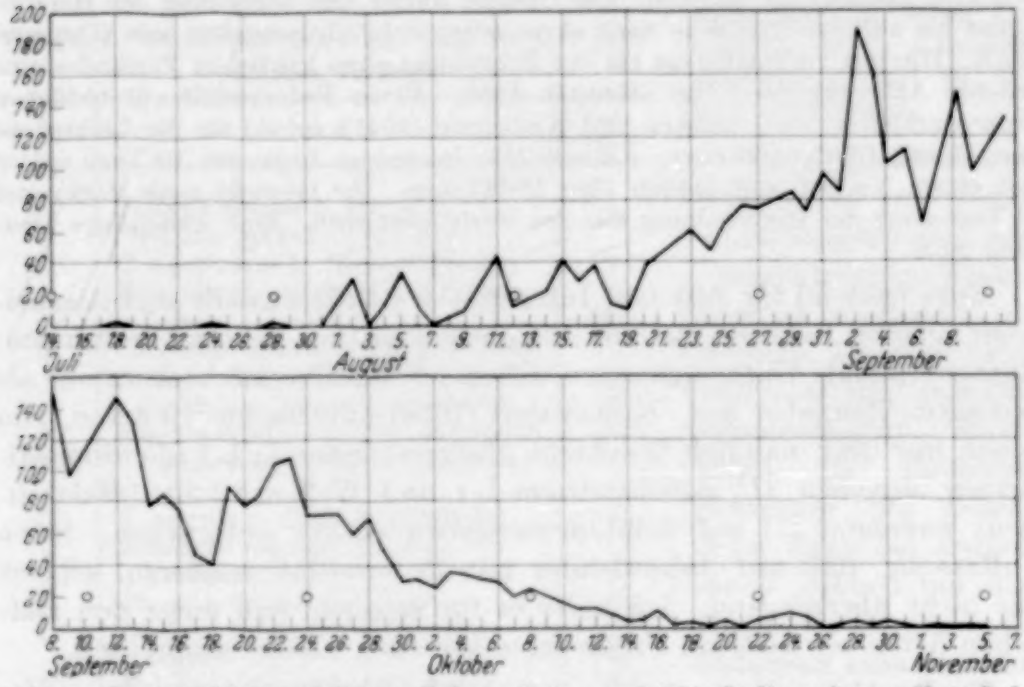


Abb. 1. Gesamtzahl des täglichen Federverlustes von 4 *Carduelis spinus* während der Mauser: anschließend an eine alle 14 Tage erfolgte Injektion von 0,1 cm³ Thyreoidea (1:9 verdünnt) vermindert sich nach einer Latenzzeit von 7—10 Tagen kurzfristig der Federausfall. ○ = Thyroxininjektion. Für Abb. 1—4: Ordinate = Zahl der Federn

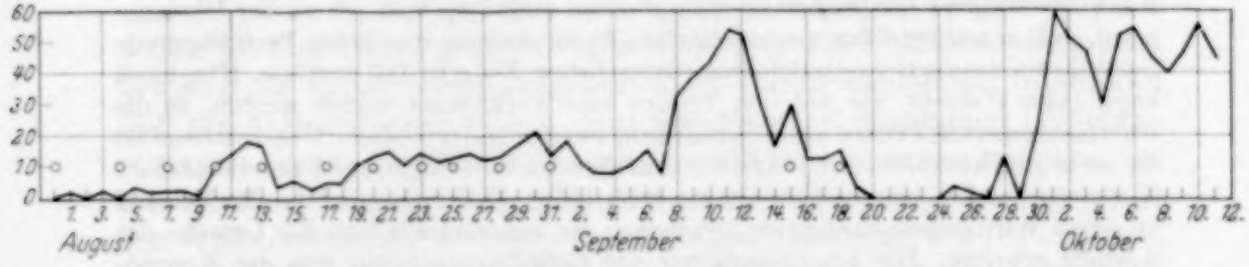


Abb. 2. Injektionen von 0,1 cm³ Thyreoidea (1:9 verdünnt) alle ± 3 Tage bei 4 *Serinus serinus* hemmen den Federausfall während der Mauserperiode. Sobald die Injektionen unterbleiben, setzt stärkere Mauser ein. ○ = Thyroxininjektion

üblichen Zeit in den ersten Augusttagen begannen die *C. spinus* und der eine *C. flavirostris* mit der Mauser. Nach jeder Thyreoideagabe verminderte sich kurzfristig die Zahl der ausfallenden Federn (Abb. 1). Generell nimmt gegen Ende der Mauser die Intensität ab, wodurch die Reaktion weniger eindeutig ist. Der zweite *C. flavirostris* verlor vom 13. August bis zum 19. Oktober nur vereinzelt Federn, bis auf die Zeit vom 21. September bis 3. Oktober, in der starker Federausfall zu verzeichnen war.

Die beiden Berghänflinge sprachen also ungleich an: Während der eine nur unbedeutend reagierte, spricht alles für eine Blockierung der Mauser beim anderen bis auf 13 Tage; kurz darauf setzte eine Gesangsperiode ein. Bei vier 13—14 g schweren *Serinus serinus* verkürzte ich den Abstand der Einspritzungen von 0,1 cm³ Thyreoidea (1:9 verdünnt) auf nicht immer gleichmäßig 3 Tage. Nachdem sie in der beginnenden Mauserperiode nur einzelne Federn verloren, setzte ich mit der Behandlung aus. Nach einer Latenzzeit von 7 Tagen vermehrfachte sich der tägliche Ausfall (Abb. 2). Die einzelnen Tiere reagierten ungleich, jedoch

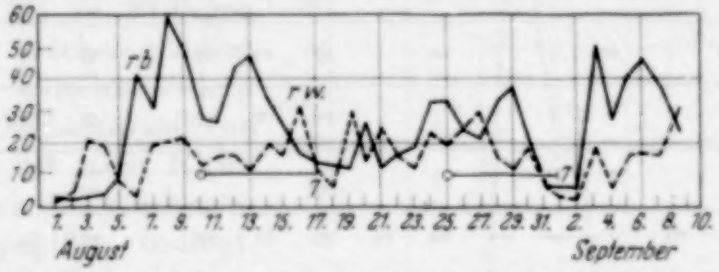


Abb. 3. Bei 2 *Fringilla montifringilla* ♂♂ als Ausnahme wirkte in der Mauserperiode erst die zweite Injektion von 0,1 cm³ Thyreoidea (1:9 verdünnt) eindeutig hemmend auf den Federausfall. ○ = Thyroxininjektion

alle im gleichen Sinn. Nachdem mir der tägliche Federverlust normal erschien, erfolgten im Abstand von 3 Tagen erneut 2 Hormongaben. Die hemmende Wirkung war unverzüglich (Abb. 2). Zwei *Erithacus rubecula* verloren in den 10 Tagen vor einer Injektion von 0,1 cm³ Thyreoidea (1:9 verdünnt) 71 bzw. 83 Federn, in der anschließenden, gleich langen Spanne nur 43 bzw. 49, um in der anschließenden Dekade, nachdem die Hormone nicht mehr wirkten, wieder auf 208 bzw. 232 anzusteigen. Im selben Sinne reagierten 3 *Turdus musicus* und 1 *T. philomelos*. *Fringilla montifringilla* verhielten sich uneinheitlich. So reagierten 2 Männchen erst 6—8 Tage nach der zweiten Injektion eindeutig (Abb. 3).

b) Versuche in der Ruhephase

Die Erhöhung der im Blut zirkulierenden Hormonmenge kann alle Übergänge zwischen keinem und nahezu dem Verlust des ganzen Gefieders verursachen. Einige Arten sprechen kräftig, andere schwächer oder bisher gar nicht an. Vögel der gleichen Art reagieren verschieden. Ich untersuchte die Beziehungen zwischen Anzahl der Injektionen und Intensität der Federverluste bei *Fringilla montifringilla* (Tabelle 2).

Hierbei ließ sich erkennen, daß bestimmte Vögel — die ruhigsten unter den gekäfigten — schwächer reagierten. Typisch hierfür ist das Weibchen, welches selbst auf 8 Injektionen, die unter Umständen schon tödliche Folgen haben können, nur geringen Ausfall zeigte. Es scheint ein Faktor tätig zu sein, der die Folgen kompensiert. Die Wirkung nur

Tabelle 2. *Federverlust nach Thyroxingaben bei Bergfinken, Januar und Februar 1961*
● = 0,2 cm³ Thyroxin. Eingeklammert sind die durchs Greifen ausgefallenen Federn.

		●																					
13. 2.	♀ r.r.	—	(2)	—	2	—	2	—	—	—	4	—	—	1	—	—	2	2	1	—	3	1	—
		●																					
13. 2.	♂ r.gr.l.bl.	—	(21)	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	1	1	—	—
		●																					
13. 2.	♂ r.rr.	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	1	3	—	1	1	4	2	—	—	—	—	—
		●	●																				
25. 1.	♀ r.r.	—	—	(5)	—	—	7	5	5	6	2	1	—	1	2	—	—	—	—	1	—	2	—
		●	●																				
25. 1.	♂ r.ge.	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1
		●	●	●																			
25. 1.	♀ l.w.	—	—	—	—	—	11	12	7	4	1	3	3	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—
		●	●	●																			
25. 1.	♂ r. w.	—	—	—	—	—	1	3	12	20	2	5	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		●	●	●																			
25. 1.	♀ l.bl.	—	—	—	—	—	2	33	41	47	14	13	3	5	10	2	4	3	—	—	—	1	—
		●	●	●	●																		
14. 2.	♂ r. w.	—	—	—	—	1	4	17	63	38	13	11	6	2	1	5	2	2	2	—	1	1	1
		●	●	●	●																		
14. 2.	♀ l.w.	—	—	(2)	—	8	39	131	157	106	108	41	13	3	2	3	5	3	1	3	2	2	1
		●	●	●	●																		
14. 2.	♂ r.bl.	(1)	—	—	—	—	†	15,7 g sehr mager															
		●	●	●	●	●																	
13. 2.	♂ r.ge.	—	—	(1)	—	(1)	(3)	—	1	27	6	12	63	53	12	9	6	3	3	4	2	3	1
		●	●	●	●	●																	
13. 2.	♀ r.gr.	—	(2)	(1)	(5)	—	—	4	28	12	25	9	9	10	6	2	5	2	—	2	—	—	2
		●	●	●	●	●	●																
3. 1.	♀ r.schw.	—	—	—	(2)	—	34	252	284	211	81	81	41	22	21	8	2	3	1	2	1	7	2
		●	●	●	●	●	●	●	●														
3. 1.	♀ r.gr.	—	—	—	(2)	—	—	17	45	47	69	18	14	13	1	3	1	—	—	—	1	1	1
Tag		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.

einer Injektion war bei meinen *Fringilla montifringilla*, ebenso wie bei weiteren Versuchen mit *Turdus musicus*, *T. philomelos*, *Uroloncha striata*, *Liothrix luteus* und *Eulabes religiosa* nicht zu erkennen. Ein weiterer Impuls erscheint auch für leicht ansprechbare Vögel erforderlich, damit etwa 4 Tage darauf die ersten Federn ausfallen. Mit zunehmender Anzahl der Injektionen steigt allgemein die Zahl der täglich ausfallenden Federn; ebenso verlängert sich die Wirkungsdauer (Tabelle 2). Die Folgen können sich noch bis zu 20 Tagen bemerkbar machen, indem abklingend einzelne Federn ausfallen. Die Latenzzeit von ± 6 Tagen ist nach Kuhn (1929) durch das Wachstum der Federpapillen bedingt, welche die alte Feder herausdrücken; es handelt sich offenbar nicht um eine „Schreckmauser" (spontaner einmaliger Federausfall bei Schock).

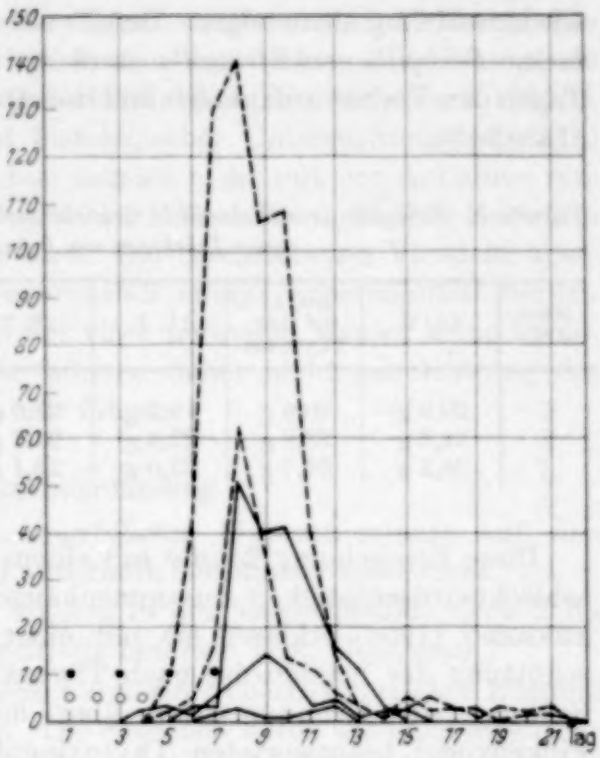


Abb. 4. Die einzelnen *Fringilla montifringilla* sprechen auf die gleichen Mengen (hier je Injektion 0,2 cm³ Thyroxin) ungleich mit Federausfall an. Der gleichen Anzahl von Injektionen folgt bei 24 Std Abstand (gestrichelt) (○ = Thyroxininjektion) stärkere Reaktion als bei 48 Std (ausgezogen) (● = Thyroxininjektion)

Eine Verlängerung des Abstandes zwischen vier und mehr Injektionen auf 48 Std hat ungleiche Folgen. Nur ein leicht ansprechender *Fringilla montifringilla* beantwortete die vierte Hormongabe mit heftigem, spontanem Ausfall (Abb. 4). Vier Injektionen im Abstand von 24 Std wirken bei *F. montifringilla* bedeutend stärker als die gleiche Zahl und Dosis im Abstand von 48 Std (Abb. 4). Eine Verlängerung der Zeitdistanz auf 3 × 24 Std blieb bei 4 *Serinus serinus* und 1 *Eulabes religiosa* (0,1 cm³ Thyreoidea 1 : 9) ohne nachweisbaren Effekt. Drei *Fringilla montifringilla* (0,2 cm³ Thyroxin) reagierten schwach. Bei einem Abstand von 5 Tagen zeigten 4 *Uroloncha striata*, 1 *Sturnus vulgaris* und 2 *Fringilla montifringilla* (0,2 cm³ Thyreoidea unverd.) keine Folgen. Nicht nur der Abstand der Injektionen, sondern auch die Stärke der Dosis ist mit entscheidend für die Intensität des Federausfalls (Kobayashi 1958).

Keine Reaktion zeigten bisher *Coloeus monedula* (Zawadowsky u. Rochlin 1927), *Anas platyrhynchos* (Höhn 1949), *Falco tinnunculus*

(SCHIEMENZ 1958) und meine 2 *Turdus merula*, bei denen die Federn sehr lose sitzen; schon beim Greifen zur ersten Injektion verlor eine von ihnen 32 Federn. Mein *Sturnus vulgaris* verlor nach 5 Injektionen von täglich 0,2 cm³ Thyroxin nur einige wenige, trotzdem machte er einen schwerkranken Eindruck. Besonders bei Wiederholungen sitzen die Vögel öfter bis zu einigen Stunden zitternd mit abgespreizten Flügeln auf der Stange. Das Gewicht sinkt. Beim Star fiel es auf 51 g, um in 14 Tagen wieder auf 75 g anzusteigen. Bereits auf die erste Injektion hin verloren meine *Fringilla montifringilla* stark an Gewicht, um in den folgenden Tagen den Verlust aufzuholen und das Ausgangsgewicht zu überschreiten (Tabelle 3).

Tabelle 3. *Fringilla montifringilla: Gewichtsverlust und anschließender Anstieg nach einer Injektion von 0,1 cm³ Thyroxin*

März 1961	15. 3.	16. 3. 0,1 cm³ Thyroxin	17. 3.	20. 3.	21. 3.	22. 3.	23. 3.
♀	20,9 g	20,6 g	19,7 g	22,0 g	22,6 g	22,5 g	21,9 g
♀	24,6 g	23,8 g	22,4 g	24,7 g	24,8 g	25,0 g	25,1 g
♂	24,2 g	24,2 g	23,0 g	26,1 g	26,6 g	26,9 g	27,0 g

Diese Erscheinung könnte mit einem zeitweiligen Absinken der Geschlechtsdrüsentätigkeit zusammenhängen. SCHILDMACHER und RAUTENBERG (1952) erklären sie mit einer Einstellung der Hormonausschüttung der Schilddrüse nach Thyroxingaben und demzufolge einer Senkung des Grundumsatzes über mehrere Tage. Einzelne ihrer Finkenvögel beantworteten Thyroxingaben sogleich mit Gewichtsanstieg.

Vergessen wir nicht, daß eine Hormongabe von 0,2 mg Thyroxin bei einem 20 g schweren Vogel einer solchen von 500,0 mg bei einem Menschen von 50 kg entspricht. Dagegen ist bei Thyroxin „Roche" als Dosierung angegeben: 1—2 Ampullen (entspr. 1—2 mg) täglich, mit dem Zusatz: Kinder und empfindliche Patienten weniger. SCHILDMACHER und RAUTENBERG (1952) ist die tödliche Wirkung wiederholter Gaben von 0,2 mg Thyroxin bei Vögeln bekannt. Wir verstehen nicht, wie sie zu dem Schluß kommen können, „daß bei Finkenvögeln von 20—30 g Körpergewicht in der Mauser die tägliche Ausschüttung von Schilddrüsenhormon einem Äquivalent zwischen 0,2 und 0,4 mg Thyroxin entspricht". Der künstliche Federausfall beruht auf Hormonkonzentrationen im Organismus, die beim natürlichen Mauservorgang nicht vorkommen können. Welche abnormal hohen Mengen erforderlich sind, zeigen die vergleichenden Ergebnisse nach Injektionen im Abstand von 24 und 48 Std (Abb. 4).

Schlußfolgerungen

Treten wir aus der bisherigen engen Anschauung heraus und fassen alles in einem weiteren Rahmen, so erkennen wir, daß bei Hyperthyreoidie der ganze Stoffwechselapparat schwer in Mitleidenschaft gezogen wird und in Unordnung gerät. Die Schilddrüse, die wie ein Stromverstärker wirkt, erreicht dann Spannungen, die aus dem Normalleben nicht bekannt sind. Es kommt zu einem überstürzten Stoffwechsel, der unter anderem auf das Gefieder keine wachstumsinduzierende, also mauserauslösende, sondern lediglich eine entwicklungsbeschleunigende Wirkung auf bereits angelegte Federfollikel hat (Woitkewitsch 1936b). Auf Basis dieser Befunde und histologischer Untersuchungen (1936a) konnte Woitkewitsch sich schon damals nicht mit der Annahme einverstanden erklären, daß der Beginn der Mauser durch erhöhte Sekretion der Schilddrüse hervorgerufen wird. Die beschriebenen Versuche sprechen weiter dafür, daß der Federausfall infolge experimentell herbeigeführter Hyperthyreoidie und der einer normalen Mauser keine homologen Erscheinungen sind. Sie können daher nicht zur Klärung der Frage nach dem Wesen der Mauser führen.

Zusammenfassung

Die Folgen künstlich herbeigeführter Hyperthyreoidie auf den Federausfall sind während und außerhalb der Mauser untersucht.

Thyroxin und Thyreoidea können in der Mauserperiode nach 7 bis 10 Tagen den Federausfall kurzfristig hemmen bzw. blockieren.

Außerhalb der Mauserperiode kann ein hyperthyreotischer Zustand einen Federausfall verursachen. Die einzelnen Arten wie auch artgleiche Idividuen reagieren auf dieselbe Menge bei gleichen Umweltbedingungen ungleich stark. Zwischen Temperament des Einzelvogels und Reaktion auf Schilddrüsengaben ist eine Parallelität erkennbar.

Mit zunehmender Anzahl der Injektionen steigen allgemein Wirkungsdauer und Intensität des Federausfalls.

Ihr zeitlicher Abstand entscheidet mit über das Ergebnis. Bei einer Distanz von mehr als 3 Tagen ließ sich kein Federausfall mehr auslösen.

Eine Gewichtsabnahme — gleich, ob von Federausfall begleitet oder nicht — war bei meinen Vögeln stets die Folge schon einmaliger Hormongaben. Bei Wiederholungen kommt es zu starkem Kräfteverfall, u. U. mit tödlichen Folgen. Eine Injektion kann nach anfänglichem Abfall zu einem Anstieg über das Ausgangsgewicht führen.

Für den jahreszyklischen Ablauf der Schilddrüsentätigkeit läßt sich kein allgemein gültiges Schema aufstellen. Innerhalb einer Art bestehen keine eindeutigen Beziehungen zwischen Mauser und dem Entwicklungszustand der Schilddrüse.

Der Federausfall nach Hyperthyreoidie ist eines der Symptome des überstürzten Stoffwechsels. Hiermit ist nicht bewiesen, daß auch der Beginn der Mauser durch erhöhte Sekretion der Schilddrüse ausgelöst wird.

Die Untersuchungen führen zu der Annahme, daß der Federausfall bei Hyperthyreoidie und der einer normalen Mauser keine homologen Erscheinungen sind.

Literatur

BUDDENBROCK, W. v.: Vergleichende Physiologie. Bd. IV: Hormone. Basel 1950.

DRIESEN, H. H.: Untersuchungen über die Einwanderung diffuser Pigmente in die Federanlage, insbesondere beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* SHAW). Z. Zellforsch. **39**, 121—151 (1953).

ELTERICH, O.: Über zyklische Veränderungen der Schilddrüse in den einzelnen Geschlechtsphasen der Tauben. Endocrinology **18**, 31—37 (1936).

GÁL, G.: Zyklische Veränderungen im Bau der Schilddrüse verschiedener Vögel. Math. naturwiss. Anz. ung. Akad. Wiss. **59**, 360—378 (1940).

HÖHN, E. O.: Seasonal changes in the thyroid gland and effects of thyroidectomy in the Mallard in relation to moult. Amer. J. Physiol. **158**, 337—344 (1949).

— Physiology of the thyroid gland in birds: a review. Amer. J. Physiol. **92**, 464—473 (1950).

KOBAYASHI, H.: On the induction of molt in birds by 17α-oxyprogesterone-17-capronate. Endocrinology **63**, 420—430 (1958).

— A. GORBMAN and A. WOLFSON: Thyroidal utilisation of radioiodine in the white-throated sparrow and weaver finch. Endocrinology **67**, 153—161 (1960).

KRÄTZIG, H.: Untersuchungen zur Frage der Struktur- und Farbveränderungen bei künstlicher (Thyroxin-) Mauser. Zool. Anz. **118**, 65—78 (1937).

KÜCHLER, W.: Jahreszyklische Veränderungen im histologischen Bau der Vogelschilddrüse. J. Ornithol. **83**, 414—461 (1935).

KUHN, O.: Über die Mauserreaktion der Vögel nach Schilddrüsenfütterung. Züchtungsk. **4**, 521—528 (1929).

LARIONOV, W. TH., u. N. KUSMINA: Die innere Sekretion der Schilddrüse und die Dynamik der Gefiederentwicklung bei Tauben. Biol. Zbl. **51**, 593—606 (1931).

LESHER, S. W., and S. C. KENDEIGH: Effects of photoperiod on molting of feathers. Wils. Bull. **53**, 169—180 (1941).

MERKEL, F. W.: Untersuchungen zur künstlichen Beeinflussung der Aktivität gekäfigter Zugvögel. Vogelwarte **19**, 173—185 (1958).

RIDDLE, O., and W. S. FISHER: Seasonal variation of thyroid size in pigeons. Amer. J. Physiol. **72**, 464—487 (1925).

SCHIEMENZ, H.: Zur Mauser des Kleingefieders beim Hühnerhabicht (*Accipiter gentilis* L.). J. Ornithol. **99**, 59—66 (1958).

SCHILDMACHER, H.: Über die Hemmung der Mauser auslösenden Wirkung des Thyroxins durch Testosteronpropionat beim Grünfinken, *Chloris chloris* (L.). Proc. XII. Internat. Orn. Congr. Helsinki **2**, 657—661 (1960).

—, u. W. RAUTENBERG: Über die Wirkung kleiner Mengen von Thyroxin auf das Körpergewicht bei Finkenvögeln. Biol. Zbl. **71**, 397—405 (1952).

STARBRUCK MILLER, D.: A study of the physiology of the sparrow thyroid. J. exp. Zool. **80**, 259—285 (1939).

SULMAN, F., and M. PEREK: Influence of thiouracil on the basal metabolic rate and on molting in hens. Endocrinology **41**, 514—517 (1947).

WILSON, A. C., and D. S. FARNER: The annual cycle of thyroid activity in white-crowned sparrows of eastern Washington. Condor **62**, 414—425 (1960).

Woitkewitsch, A. A.: Die innere Sekretion der Schilddrüse und die Dynamik der Gefiederentwicklung bei Tauben. Biol. Zbl. **53**, 115—122 (1933).

— Der Zustand des Endocrinsystems während des Prozesses der Gefiederentwicklung mit besonderer Berücksichtigung der Schilddrüse. Biol. generalis (Wien) **12**, 169—188 (1936a).

— Über den Zusammenhang von Anlage und Wachstum der Federn mit der Schilddrüse. Biol. Zbl. **56**, 401—406 (1936b).

Woitkewitsch, A. A., u. B. G. Nowikow: Die jahreszeitlichen Veränderungen einiger endokriner Organe und die Mauser bei *Passer domesticus* L. Biol. Zbl. **56**, 279—287 (1936).

Zawadowsky, B., u. M. Rochlin: Über den Einfluß der experimentellen Hyperthyreoidisierung auf verschiedene Vogelgattungen. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **109**, 188—209 (1927).

— — Zur Frage nach dem Einfluß der Hyperthyreoidisierung auf die Färbung und Geschlechtsstruktur des Hühnergefieders. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **113**, 323—345 (1928).

Dr. H. O. Wagner, Übersee-Museum Bremen, Bahnhofsplatz

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 576—612 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN GERUCHSSINN DER SPINNENART *CUPIENNIUS SALEI* KEYSERLING

Von

LUDWIG R. KELLER

Mit 30 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. Mai 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Literaturübersicht 576
B. Problemstellung 577
C. Methodik der Untersuchungen 578
D. Versuchsergebnisse 580
I. Besitzt *Cupiennius salei* KEYS. überhaupt einen Geruchssinn? . . . 580
II. Wo liegen die Geruchsorgane bei *Cupiennius salei*? 581
III. Morphologische und histologische Untersuchungen 587
Histologie der Sensillae tomosae 589
IV. Die Nerven der Sensillae tomosae 591
V. Ergebnisse der elektrophysiologischen Untersuchungen 593
E. Diskussion 605
Zusammenfassung 609
Literatur 610

A. Literaturübersicht

Die ersten Untersuchungen über einen chemischen Sinn bei Spinnen wurden im Jahre 1885 von DAHL veröffentlicht. Er beschrieb ein Sinnesorgan auf der Vorderseite der Maxillen (Gnathocoxen), das aus einer Reihe von Sinneszellen besteht, die durch Poren mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Zwei Jahre später berichtet das Forscherehepaar GEORGE und ELIZABETH PECKHAM, daß sie mit verschiedenen ätherischen Ölen Spinnen (Salticiden und Epeiriden) hätten anlocken können. Von späteren Autoren wird diese Reaktion allerdings mit dem Einwand, es könnte sich auch um Angriffsreaktionen handeln, angezweifelt. Aus den Versuchen der PECKHAMS schloß MCCOOK, daß sich die Geruchsorgane der Araneen an den Spitzen der Extremitäten und am Apex des Abdomens konzentrieren. Jedoch sollen Geruchsorgane auch über den ganzen Körper verteilt sein, da eine Entfernung der Palpen oder des 1. Beinpaares das Riechvermögen nicht vollständig beseitigt. 1911 wendet sich MCINDOO den 1878 von BERTKAU entdeckten spaltförmigen Sinnesorganen zu, die einzeln und in Gruppen über den ganzen Körper verteilt sind. Letztere hielt MCINDOO für Geruchsorgane, da ein Verkleben die Zeitspanne vom Anbieten ätherischer Öle bis zur Flucht der Versuchstiere fast auf das Zehnfache steigert. Die Autotomierung der

Palpen (mit Kaulade) ändert das Verhalten der Spinnen gegenüber intakten Beutetieren nicht. Zehn Jahre nach der Veröffentlichung der Arbeit McIndoos wurden diese Ergebnisse von Vogel (1921) angezweifelt, da weder der histologische noch der physiologische Befund der McIndooschen Untersuchungen einwandfrei waren. Vogel hielt die lyriformen Organe für Mechanorezeptoren, die die Tiere über die Stellung ihrer Extremitäten unterrichten. Für diese Vermutung erbrachte Pringle (1955) den exakten Beweis durch elektrophysiologische Untersuchungen. Untersuchungen von Meyer (1931) und Peters (1931) machen es wahrscheinlich, daß Spinnen Geruchsorgane auf den Pedipalpen und Laufbeinen haben. Allerdings sind ihre Folgerungen nicht zwingend, denn beide Autoren arbeiteten mit Netzspinnen, bei denen mit großer Sicherheit auch die Wahrnehmung von unterschiedlichen Netzspannungen und -erschütterungen, ausgelöst durch die Beuteobjekte, eine Rolle spielt. Kaston (1936) glaubte zeigen zu können, daß man aus weiblichen Spinnen mit Äther einen Stoff extrahieren könne, durch den männliche Spinnen in sexuelle Erregung geraten. Holzapfel (1936) konnte jedoch weder eine Erregung noch eine Abschreckung durch Ätherextrakte aus Spinnenweibchen an männlichen Tieren beobachten. Legendre (1956) berichtet über ein Sinnesorgan, das am proximalen Ende des Coxalgelenkes der Pedipalpen liegt und das seiner Meinung nach ein Geruchsorgan ist. Durch Bestreichen mit Vaseline, durch Zerstörung mit einem Thermokauter und durch teilweises Entfernen von Rostrum und Maxillen und deren benachbarten Teilen schaltete Legendre dieses Organ aus. Dabei erhielt er z. B. eine maximale Verlängerung der Reaktionszeit auf „essence de girofle" von 3 auf 10 sec.

B. Problemstellung

Das Ziel der Untersuchungen war die elektrophysiologische Prüfung des Geruchssinnes bei der Spinnenart *Cupiennius salei* Keys. Die Größe des Versuchsobjektes (Körperlänge der Männchen bis 33 mm, Gesamtgröße 120—130 mm, Körperlänge der Weibchen bis 40 mm, Gesamtgröße bis 110 mm) machte es für die Untersuchungen sehr geeignet, da es für die Präparationen keine großen Schwierigkeiten bot. Da weder über das Verhalten noch über die Morphologie dieser Spinne Literatur vorliegt und die Arbeiten über das gleiche Problem bei einheimischen Spinnen zu widersprechend sind, schien es nötig, festzustellen:

1. ob diese Spinne überhaupt einen Geruchssinn besitzt,
2. wo die entsprechenden Rezeptoren liegen,
3. wie die Sinnesorgane gebaut sind,
4. von welchen Nerven sie innerviert werden.

Erst nachdem diese vier Punkte hinreichend geklärt worden waren, konnten elektrophysiologische Untersuchungen durchgeführt werden.

C. Methodik der Untersuchungen

Cupiennius salei KEYS. stammt aus Mittelamerika. Dort soll er vorzugsweise an Orten mit hoher Feuchtigkeit anzutreffen sein, z. B. in der Nähe der Bewässerungsanlagen der Bananenkulturen. Tatsächlich gelangt diese Spinnenart immer wieder mit Bananentransporten nach Europa. Die Durchschnittstemperatur der Gebiete, in denen sie zu finden ist, soll etwa um 20—22° C betragen. In Gefangenschaft läßt sie sich gut halten und züchten.

Die Versuchstiere werden etwa ab der 3. bis 4. Häutung in Einzelbehältern aufgezogen, wobei die jüngeren Tiere in Gläsern mit 200—500 cm^3 Inhalt leben, während für die größeren Tiere (einschließlich der geschlechtsreifen Individuen) Glasgefäße mit 1000—3000 cm^3 Inhalt verwendet werden. Bis zur 3. bis 4. Häutung werden die Spinnen gemeinsam in 2- bis 3-Liter-Gläsern gehalten. Sämtliche Zuchtgefäße besitzen eine Bodenbedeckung aus Erde oder Torf, die ständig feucht gehalten wird. Größeren Tieren steht außerdem Trinkwasser in eigenen Glasnäpfen zur Verfügung. Die Temperatur des Zuchtraumes beträgt zwischen 20° und 25° C. Jungtiere bis etwa zur 4. Häutung werden mit Taufliegen *(Drosophila)* gefüttert, von der 4. bis etwa zur 7. Häutung mit Fliegen *(Calliphora)* und dann mit Schaben *(Periplaneta* und *Nauphaeta)*.

Bei allen Versuchen wurden so starke Beschädigungen der Versuchstiere, wie sie etwa PRITCHETT (1904) vornahm, indem sie den Spinnen entweder die ganzen Pedipalpen oder sämtliche Laufbeintarsen entfernte, vermieden. Zur Untersuchung der Reaktionen der unversehrten Tiere dienten folgende Verfahren:

1. Der Körper des Versuchstieres (hier wurden nur adulte Tiere verwendet) wird mit Rauch (z. B. Tabakrauch) „abgetastet". Dabei wird der Geruchsstoff durch eine feine Düse (⌀ etwa 1 mm) vorsichtig auf die verschiedensten Körperteile geblasen (Blindversuch: Luftstrom ohne Geruchsstoff). Anschließend wurden auch andere Duftstoffe, wie Benzaldehyd, Rosmarinöl und niedere Fettsäuren, verwendet.

2. Nach diesen Versuchen wurden die Teile, in denen sich Geruchsorgane hatten nachweisen lassen, mit PVC-Manschetten ausgeschaltet.

3. In analogen Versuchen zu 2. wurde an Stelle der Manschetten ein fester Lacküberzug verwendet.

Der nächste Schritt nach der Lokalisation der sensiblen Gebiete war die morphologische und histologische Untersuchung. Zum Studium der Oberflächenstrukturen wurden von allen Häutungsstadien Exuvien verwendet; da bei diesen ein beträchtlicher Teil der unteren Chitinschichten fehlt, eignen sie sich besser für die Durchlichtbetrachtung. Jungtiere bis zur 2. Häutung wurden außerdem als Totalpräparate untersucht.

Die inneren Strukturen (Sinneszellen, Nervenversorgung, innere Cuticulastrukturen usw.) wurden histologisch untersucht. Dazu wurden nur frisch gehäutete adulte Tiere verwendet. Die Fixierung erfolgte mit dem Gemisch nach CARNOY (Alkohol 100% : Chloroform : Eisessig = 6:3:1) mit anschließender Überführung in absoluten Alkohol. Das Fixierungsgemisch wurde z. T. etwas variiert; vor allem der Anteil an absolutem Alkohol wurde etwas niedriger gehalten (4—5 Anteile statt 6). Die Fixierungsdauer schwankte zwischen 2 und 6 Std für einen Laufbein- oder Pedipalpentarsus. Über Methylbenzoat, Benzol und Benzol-Paraffin wurden die Präparate in Paraffin (55° C) eingebettet. Eigene Aufweichungsgemische waren nicht nötig. Die Schnittdicke betrug zwischen 6 und 10 μ. Als Färbemethode erwies sich die Methode nach HEIDENHAIN (Hämatoxylin, Eosin) als durchaus ausreichend.

Größere nervöse Strukturen wurden durch Präparation unter dem Binokular in ihrem Verlauf bestimmt.

Durch Kombination der Ergebnisse aus den histologischen und morphologischen Untersuchungen konnte die nervöse Versorgung der mit Geruchsstoffen reizbaren Bereiche rekonstruiert werden.

Der letzte Abschnitt der Arbeit war die elektrophysiologische Untersuchung der Geruchsorgane. Sowohl PRINGLE, WALCOTT und VAN DER KLOOT als auch SALPETER und WALCOTT arbeiteten bei ihren Versuchen mit isolierten Extremitäten, die sie durch Autotomierung erhielten; dies war bei *Cupiennius salei* nicht möglich. Die Funktionstüchtigkeit der Sinneszellen oder auch der Nervenfasern erlischt bei diesen Tieren spätestens 30—120 sec nach der Abtrennung vom Körper. Die Versuche mußten also an den ganzen Tieren gemacht werden. Die Versuchstiere wurden zwischen zwei Schaumgummiplatten eingespannt; die Extremität, an der gearbeitet wurde, wurde in Wachs-Colophonium eingeschmolzen. Damit eine ausreichende Atmung während des Versuches gewährleistet war, befand sich unter den beiden Atemöffnungen des Versuchstieres in der Einspannvorrichtung ein Loch, das mit einem Drahtgitter verschlossen war. Vor dem Einschmelzen wurden die Spinnen 2—3 min lang mit CO_2 betäubt und sofort nach dem Befestigen in der Einspannvorrichtung präpariert; dies erfolgte bei den Pedipalpen und den Laufbeinen immer an der Tibia. Der Nerv wurde von dem ganzen umliegenden Gewebe (Muskeln, Fett) befreit und die anhaftende Hämolymphe abgetrocknet.

Die Versuchsapparatur bestand aus einem gasdichten Aluminiumkasten (mit Beobachtungsfenster), drei Waschflaschen gleicher Größe und einer Membranpumpe. Um den pulsierenden Luftstrom der Pumpe in einen kontinuierlichen Strom überzuführen, wurde zwischen Pumpe und Waschflaschen ein großes Ausgleichsgefäß geschaltet.

Mit dieser Versuchsapparatur war eine saubere und vor allem zeitlich nicht eng begrenzte Versuchsdurchführung möglich: Bei rascher und schonender Präparation konnten die Versuchstiere bis zu 60 Std in der Versuchsapparatur belassen werden, wobei die Versuchszeit bis zu 30 Std betragen konnte. Die in der Haltevorrichtung eingespannten Tiere mußten nur mit Wasser versorgt werden, da sie gegen Wassermangel sehr empfindlich sind.

Als Elektrodenmaterial wurde entweder Silberdraht ($\varnothing$ = 0,3 und 0,1 mm) oder Wolframdraht ($\varnothing$ = 0,135 mm) verwendet. Bei Silberelektroden wurde der Nerv an einem Haken aufgehängt, ebenso in einigen Fällen bei Verwendung von Wolframdraht. In rund 20% aller Versuche wurde eine Wolframspitze ($\varnothing$ = etwa 5 bis 10 μ) in den Nerven eingestochen. Um den Nerven vor dem Austrocknen und gleichzeitig die Berührungsstelle Nerv-Elektrode vor der manchmal stoßweise austretenden Hämolymphe zu schützen, wurde die Operationsstelle mit säurefreier Vaseline oder Paraffinöl abgedeckt. Diese Verfahren erwiesen sich jedoch als ungeeignet, wenn mit Hakenelektroden gearbeitet wurde, da das Paraffinöl und die geschmolzene Vaseline in den allermeisten Fällen kapillar zwischen Nerv und Elektrode gezogen wurden. Eine kleine feuchte Kammer, die über die Operationswunde gestülpt wurde, ermöglichte ein störungsfreies Arbeiten über Stunden. Die indifferente Elektrode, immer aus dem gleichen Material wie die differente, wurde an verschiedenen Stellen angebracht: Prosoma, Opisthosoma und Extremitäten. Die Ableitung war entweder symmetrisch oder asymmetrisch.

Die Versuche wurden sowohl in der freien Luft als auch in einem gasdichten Versuchskasten durchgeführt; die mit den Duftstoffen verunreinigte Luft wurde mit einem Staubsauger (Minutenleistung 0,2—7 m³, stufenlos regelbar) entfernt, wobei gleichzeitig frische Luft von außerhalb des Hauses durch zwei Glasröhren angesaugt wurde. Bei Duftstoffwechsel wurde der Versuchskasten mit Seifenwasser und Aceton gereinigt. Beim Arbeiten ohne Gaskasten war die Versuchsapparatur die gleiche, nur wurde die Luft möglichst dicht über dem Präparat

zugeführt bzw. entfernt. Die Luft-Geruchsstoffgemische wurden in drei Waschflaschen erzeugt. Die Duftstoffe wurden in diese so hoch eingefüllt, daß die gesamte Bodenfläche bedeckt war. Die Verdunstungsfläche war bei allen drei Flaschen praktisch gleich groß. Um die Konzentration eines Duftstoffes variieren zu können, wurden in die Flaschen oberflächenvergrößernde Stoffe wie Watte, Kunststoffdrehspäne u. ä. gegeben. Die Konzentrationsänderungen waren dabei quantitativ nicht erfaßbar. In den Versuchen wurden folgende Duftstoffe verwendet: niedere Fettsäuren (C_2—C_9), Tabakrauch, ätherische Öle (Rosmarinöl, Orangenöl, Nelkenöl, Jasminöl), Benzaldehyd, Chloroform, Äther, Methylbenzoat, Benzol, Xylol und Suspensionen von zerriebenen Fliegen und Schaben in Wasser.

Die Temperatur am Versuchsort schwankte zwischen 17° und 23° C.

Neben der optischen Registrierung am Leuchtschirm des Kathodenstrahlenoszilloskopes (Tektronix 532 mit Plug-in Unit 53/54 E) wurde ständig über einen Kopfhörer kontrolliert. Der Frequenzbereich des Verstärkers betrug zwischen 60000 und 0,06 Hz; dieser Bereich wurde jedoch auf ein Frequenzband von 1000 bis 80 Hz eingeengt. Um gleichzeitig längere Erregungen photographisch registrieren und auch die Einzelpotentiale genau beobachten zu können, wurde von Fall zu Fall ein zweites Kathodenstrahlenoszilloskop (Du Mont 304—A) verwendet, das mit dem Tektronix 532 parallel geschaltet wurde. Das Verhältnis Impulsamplitude zu Rauschpegel konnte durch einen Vorverstärker (Tektronix 122, Low-level Preamplifier) meßtechnisch günstig gemacht werden (Frequenzbereich des Vorverstärkers: 50—40000 Hz, im Versuch auf 50—1000 Hz eingeengt).

Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich für die Stellung des Themas. Fräulein MELCHERS danke ich für die Überlassung der Zuchttiere. Ebenso möchte ich Herrn Prof. Dr. KARL VON FRISCH für die freundliche Überlassung einiger ätherischer Öle für die Versuche danken.

D. Versuchsergebnisse

I. Besitzt Cupiennius überhaupt einen Geruchssinn?

Geruchliche und geschmackliche Wahrnehmungen sind bei vielen Tieren in erster Linie beim Beutefang und beim Verzehren der Beute von Bedeutung. Wenn ein Geruchssinn vorhanden ist, so sollte er dabei auch bei *Cupiennius salei* eine Rolle spielen.

Zunächst wurde geprüft, ob die Spinne ein getötetes Beuteobjekt wiederfindet, wenn man sie dazu veranlaßte, dieses wegzuwerfen. Welche Sinne leiten dabei das Versuchstier? Um diese Frage zu klären, wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt. In der ersten Gruppe wurden normale, in der zweiten Gruppe geblendete Tiere verwendet. Zur Blendung wurden die Augen mehrmals mit einem dickflüssigen schwarzen Nitrolack bestrichen. Dabei wurden 3—5 Schichten übereinander aufgetragen. Die Prüfung von abgeworfenen Exuvien ergab, daß durch keine der acht Corneae Licht dringen konnte. Beiden Gruppen von Versuchstieren wurden als Beuteobjekte erwachsene Exemplare von *Periplaneta americana* angeboten, die in allen Fällen sofort ergriffen und durch Beißen getötet wurden.

Als erstes zeigen diese Versuche (23 Versuche mit 5 geblendeten Tieren und 6 Kontrolltieren), daß auch geblendete Spinnen die lebende

Beute wahrnehmen können und sie zielrichtig anspringen und ergreifen. Dabei dürften die Trichobothrien die entscheidende Rolle spielen, denn geblendete Spinnen ohne Trichobothrien sind nicht mehr imstande, Beute zu fangen. Andererseits können Spinnen ohne Trichobothrien, die nicht geblendet sind, lebende Beuteobjekte ebenfalls erkennen. Es ist deshalb an ein Zusammenspiel zwischen Gesichtssinn und Trichobothrien zu denken.

Beunruhigt man die ungeblendeten oder geblendeten Versuchstiere beim Fressen durch Berühren mit einem Pinsel oder einer Pinzette oder auch durch einen feinen Wasserstrahl aus einer Spritzflasche, so lassen sie die Beute fallen und flüchten. Nach etwa 1—3 min beginnen die Spinnen beider Versuchsgruppen, suchende Bewegungen mit den Vorderbeinen und den Pedipalpen zu machen. Mitunter werden auch mit dem zweiten Beinpaar ähnliche Bewegungen ausgeführt. Während dieser Suchbewegungen schreiten die Tiere langsam das Glas ab. Sobald sie auf etwa 5—6 cm an die getötete Beute herangekommen sind, werden die Suchbewegungen schneller, und die Spinnen gehen zielrichtig auf das tote Beuteobjekt zu und nehmen es wieder auf. Dabei ist zwischen geblendeten und ungeblendeten Tieren kein Unterschied festzustellen. Nach dem Wiederfinden der Beute frißt die Spinne weiter. Es haben also auch geblendete Versuchstiere noch die Fähigkeit, verlorene Beute wiederzufinden; dafür kann nur der Geruchssinn in Frage kommen, denn die Beutetiere sind tot und können nicht mehr durch Lufterschütterungen (Trichobothrien) wahrgenommen werden.

Jungspinnen, die gerade den Kokon verlassen haben und dann noch einige Tage in einem „Schwarm" beisammen bleiben, sind ebenfalls fähig, geruchliche Wahrnehmungen zu machen. Verschließt man nämlich das Zuchtglas mit einer Cellophanhaut und brennt in sie mit einem heißen Glasstab ein kleines Loch, so entsteht ein Rauchwölkchen, welches langsam zu Boden sinkt. Trifft der Rauch ($\varnothing$ = ca. 1 cm) den Spinnenschwarm, der einen Durchmesser von etwa 3—6 cm besitzt, so flüchten *die* Tiere, die vom Rauch getroffen wurden. Erst nach etwa 10—15 sec breitet sich die Unruhe im ganzen Schwarm aus, und dieser wird aufgelöst. In gleicher Weise reagieren die Tiere auch auf andere Geruchsstoffe, z. B. auf Benzaldehyd. Führt man diese Versuche mit größeren Tieren durch, etwa mit Spinnen vom 4., 5. oder 6. Häutungsstadium, so kann man eine sehr typische Reaktion beobachten: Trifft diese Tiere etwas Rauch, so flüchten sie sofort aus seinem Bereich und drücken sich eng an den Bodenbelag an. Wenn es möglich ist, kriechen sie sogar in Lücken im Torf hinein.

II. Wo liegen die Geruchsorgane bei Cupiennius salei?

Um die Lage der Geruchsorgane festzustellen, wurde wiederum mit der Rauchmethode gearbeitet. Es wurde dazu die auf S. 579 geschilderte Versuchsapparatur verwendet, nur trat an die Stelle des gasdichten Versuchskastens ein Holzrahmen,

der ein Drahtgitter umspannte. Die Größe des Brettes betrug 35×45 cm, die des Gitters 25×25 cm. Um den Rauchfaden, der aus der Düse (⌀ = 1 mm) ausströmte, sehen zu können, war der Holzrahmen schwarz und das Gitter dunkelgrün gestrichen. Der Rauch wurde aus feuchten Holzspänen und Tabak erzeugt. Die Versuchstiere wurden auf das Gitter gesetzt und etwa 5 min lang ungestört gelassen (insgesamt 10 Versuchstiere, rund 50 Versuche). Dann wurde der Rauchfaden auf die zu prüfenden Körperstellen gerichtet (ausströmende Luftmenge = 50 cm^3 pro min).

Das übereinstimmende Ergebnis dieser Versuche war, daß die Geruchsorgane auf den Tarsen sämtlicher Extremitäten sitzen und alle anderen Stellen unempfindlich gegenüber einem Reiz von Rauch sind. Wird der Rauchfaden auf die Laufbeintarsen gerichtet, so wird das betreffende Bein gehoben, und in etwa 30% der Fälle erfolgte nach 2—10 sec eine Fluchtreaktion. Sie trat sofort ein, wenn der Geruchsstoff an die Pedipalpentarsen gelangte.

Nach diesen Versuchen mit Rauch als Reizstoff wurden auch noch andere Geruchsstoffe geprüft: Benzaldehyd, Kreosot, Äther, Rosmarinöl, niedere Fettsäuren (n- und i-Buttersäure, n-Valeriansäure, n-Caprylsäure, Pelargonsäure). Bei allen diesen Stoffen verhielten sich die Tiere wie bei den Rauchversuchen: Anheben der betreffenden Extremität und anschließende Flucht (bei Reizung der Pedipalpen stets und in 25—30% der Versuche an den Laufbeinen). Auf die Fettsäuren reagierten die Tiere nach 5—20 sec mit Suchbewegungen, wie sie auf S. 581 beschrieben wurden. Intensiver wurden die Suchbewegungen mit dem ersten Beinpaar, wenn man an Stelle von niederen Fettsäuren einen Brei aus Fliegen oder Schaben in die Waschflasche gab und den Luftstrom durchperlen ließ. Die Versuchstiere wendeten sich dann immer der Düse zu, auch wenn das dritte oder vierte Laufbein gereizt wurde.

Cupiennius salei besitzt also auf allen Extremitätentarsen Geruchsorgane.

Im Anschluß an diese Versuche wurde geklärt, ob die Geruchsorgane in der Cuticula selbst liegen oder ob Riechhaare vorhanden sind. Es wurden hierzu die Extremitäten von fünf Versuchstieren von sämtlichen Haaren befreit (Auftragen von warmem Wachs-Colophonium mit hohem Wachsanteil und Abziehen nach dem Erkalten; dabei gehen sämtliche Haare ab). Mit diesen Tieren wurden die auf S. 581 f. beschriebenen Versuche wiederholt. Die Verhaltensweise der Tiere änderte sich dabei nicht, d. h. die Geruchsorgane müssen in der Cuticula selbst liegen.

Im folgenden soll durch Ausschaltungsversuche eingehender untersucht werden, welche Rolle die Pedipalpenorgane beim Fangen und Fressen der Beute spielen. Bei diesen Versuchen scheiden von vornherein alle Methoden aus, die in einer Abtrennung von Körperteilen oder lokalen Zerstörungen bestehen. Eine das Tier nicht schädigende Art der Ausschaltung der Geruchsorgane an den Palpen ist das Überziehen

der Pedipalpentarsen mit PVC-Manschetten. Auch das Überziehen mit einem schnelltrocknenden Lack erwies sich als anwendbar, soweit es sich um einen Lack handelt, der das darunterliegende Gewebe nicht fixiert.

Die PVC-Manschetten wurden aus einem biegsamen Isolierschlauch (lichte Weite = Durchmesser des Pedipalpentarsus) angefertigt, mit etwas Wachs-Colophonium an der Tibia befestigt und dort außerdem mit Vaseline abgedichtet. Die Hülsen wurden in drei verschiedenen Formen verwendet (Abb. 1):

1. Vorne offen, Tarsusspitze etwa 1 mm über das Vorderende der Manschette hinausragend (Abb. 1a).

2. Vorne offen, Tarsusspitze liegt etwa 1—2 mm hinter der Öffnung (Abb. 1b).

3. Vorne vollkommen geschlossen (der gasdichte Verschluß erfolgt durch Zuschmelzen; Abb. 1c).

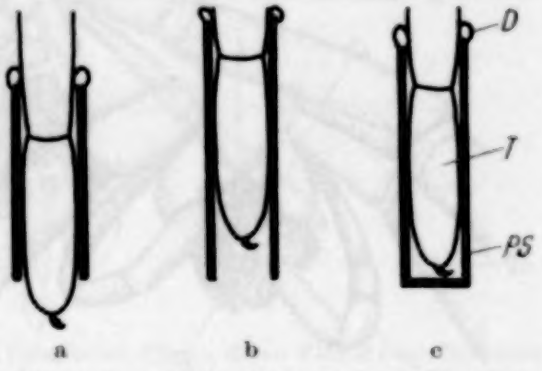


Abb. 1. Lage des Pedipalpentarsus in der PVC-Manschette. *D* Dichtung, *PS* PVC-Schlauch, *T* Pedipalpentarsus

Die Versuche mit 1. und 2. wurden durchgeführt, um zu prüfen, ob die Tiere durch die Manschette mechanisch beeinträchtigt werden und um eine weitere Sicherung zu erhalten, daß es sich um eine Geruchswahrnehmung handelt und nicht um eine Kontaktchemorezeption. Zur Kontrolle wurden Tiere verwendet, deren Palpen frei waren. Als Testbeutetiere wurden Fliegen *(Calliphora)* verwendet, die entweder unbehandelt blieben oder deren Flügel mit Watte abgerieben wurden, die Spuren von Nelkenöl oder Rosmarinöl enthielt.

1. Pedipalpen frei, Fliege unbehandelt. Die angebotenen Fliegen werden sofort mit den Cheliceren unter Zuhilfenahme der ersten beiden Beinpaare ergriffen und durch einen Biß in die Kopf-Thoraxregion getötet. Nach etwa $^1/_2$ min setzen Kaubewegungen der Cheliceren ein, wobei die Beute zu einem mehr oder weniger runden Klumpen verformt wird. Die Pedipalpen werden dabei als Hilfsorgan beim Wenden der Fliege benützt. Ist diese weitgehend zerkaut, so läßt die Spinne Verdauungssaft über den Beuteballen fließen, wobei gleichzeitig wieder einige Kaubewegungen ausgeführt werden. Nach 5—10 min erfolgt dann das erste Einsaugen des präoral entstandenen Nahrungsbreies. Kaubewegungen, Auspressen des Verdauungssaftes und Einsaugen des Breies können sich mehrmals wiederholen. Die Zahl der Wiederholungen richtet sich nach der Größe des Beuteobjektes; damit hängt auch die Gesamtdauer des Freßaktes zusammen. Kleine Fliegen sind nach durch-

schnittlich 20—30 min ausgesaugt, große Tiere, vor allem Weibchen, die zahlreiche Eier enthalten, sind erst nach durchschnittlich 130 min leer. Im ersten Fall streuen die Werte zwischen 10 und 40 min (20 Versuche) und im zweiten zwischen 60 und 240 min (51 Versuche). Die Stellung des Körpers und der Pedipalpen ist aus Abb. 2 zu ersehen.

2. Pedipalpen frei, Flügel der Fliege mit Spuren von Nelkenöl oder Rosmarinöl. Wie bei 1. wurde die Fliege sofort gefangen und mit den Cheliceren gebissen. Bis hierher läuft die Fanghandlung normal ab, aber die folgenden Phasen (d. h. das Fressen der Beute), wie sie in 1. beschrieben wurden, unterbleiben. Es wird weder die Beute zerkaut, noch wird Verdauungssaft ausgepreßt. Außerdem werden die Pedipalpen weit abgespreitzt (Abb. 3), und die Spinne läuft langsam, oft aber auch ruckartig im Zuchtglas umher. In einigen Fällen konnte beobachtet werden, daß die Fliege nicht sofort durch Gift getötet wurde, denn sie führte noch Flugbewegungen, Kopf- und Beinbewegungen aus. In einem Versuch lebte das Beutetier noch nach 34 min. Normalerweise sind Fliegen nach dem Biß in spätestens 2 min tot.

Abb. 2. Stellung der Pedipalpen beim Fressen einer unbehandelten Fliege. Palpen liegen in unmittelbarer Nähe der Beute. *B* Beutelballen, *Gn* Gnathocoxe, *L* Labium, *Lb* Laufbein, *Pd* Pedipalpus, *St* Sternum

Es sieht so aus, als ob einerseits die normale Fang- und Freßhandlungskette ablaufen sollte, andererseits aber der Geruch[1] der Beute diese Kette blockiere. In den rund 40 Versuchen endete diese Situation immer damit, daß die Spinnen nach 15—45 min die Beute am Boden oder an der Glaswand ablegten und mit einigen Fäden locker anhefteten. In drei Versuchen haben dabei die Fliegen noch gelebt.

3. Pedipalpentarsus vollständig von der vorne geschlossenen Manschette bedeckt, Fliege unbehandelt. Diese Versuchsreihe lieferte ergänzende Ergebnisse zu der Versuchsreihe 2. Die Versuchstiere fingen wiederum die angebotenen Fliegen sofort mit den Cheliceren unter Zuhilfenahme der beiden vorderen Laufbeinpaare. Dann aber war wie bei 2. die Kette unterbrochen, und die Versuche endeten stets damit, daß die Spinnen ihre Beute nach durchschnittlich $^1/_2$ Std irgendwo im Zuchtglas ablegten und einsponnen. Bei den Versuchstieren handelte es sich um Spinnen, die seit längerer Zeit (etwa 1—2 Monate) nicht mehr mit Fliegen, sondern mit Schaben gefüttert wurden. Wurden die gleichen

[1] Es ist nur der Geruch, nicht der Geschmack, da auf den Cheliceren und Außenteilen der Gnathocoxen keine Geschmacksorgane liegen (eigene, unveröffentlichte Versuchsergebnisse).

Versuche mit Spinnen durchgeführt, die bis zum Versuchstag mit Fliegen gefüttert wurden, so lief die Fang- und Freßhandlung nach 1. ab.

Man kann diese Ergebnisse folgendermaßen interpretieren: Um die Fanghandlung in den Freßakt überzuleiten, ist normalerweise eine Prüfung der Beute durch den Geruchssinn notwendig. Ist eine solche

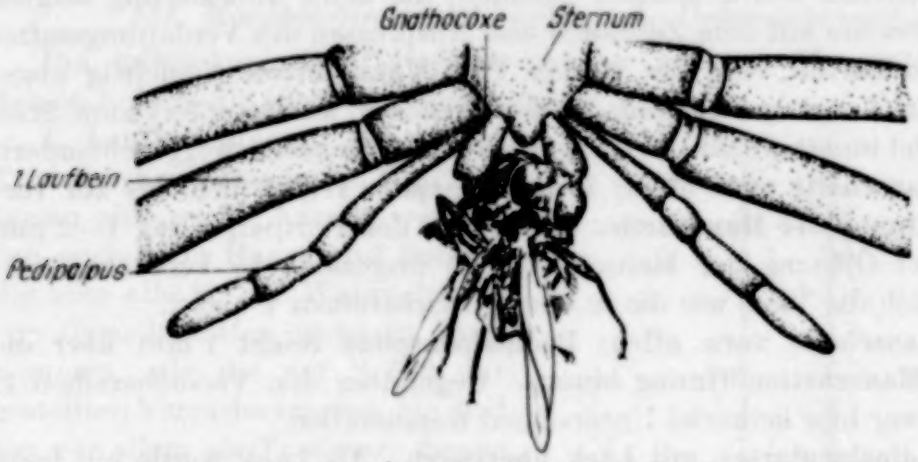


Abb. 3. Stellung der Pedipalpen nach dem Fang einer Fliege, deren Flügel nach Nelkenöl riechen

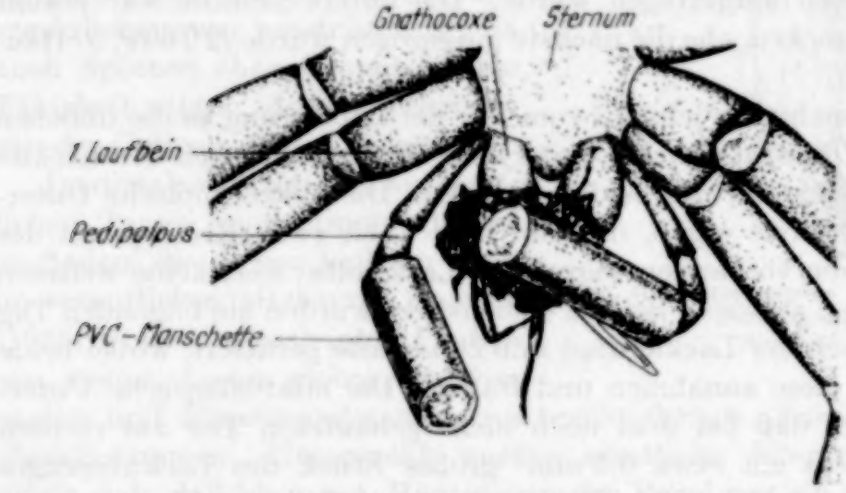


Abb. 4. Ausschaltung der Pedipalpentarsen durch PVC-Manschetten, die vollkommen geschlossen sind. Das Versuchstier wurde vor diesem Versuch oft mit Fliegen gefüttert und beginnt deshalb trotz der ausgeschalteten Palpen die Beute zu zerkauen und anschließend auszusaugen

durch die Ausschaltung der Geruchsorgane auf den Palpen nicht möglich, so wird die Reaktionskette an dieser Stelle unterbrochen. Die anderen Versuchsergebnisse weisen darauf hin, daß die Spinnen aber die Fähigkeit haben, Reize zu assoziieren, und zwar den geruchlichen Eindruck mit einem anderen Reiz, über den wir nichts wissen. Dieser Reiz könnte z. B. das Flügelschwirren sein, das mit den Trichobothrien wahrgenommen wird. Jedenfalls wird durch die Reizassoziation, d. h. durch einen Lernvorgang eine Blockierung der Reaktionskette vermieden (Abb. 4).

4. Pedipalpentarsus vollständig von der Manschette bedeckt, Fliege mit Nelkenöl oder Rosmarinöl. Eine genaue Beschreibung dieser 15 Versuche ist nicht nötig, denn sie verliefen wie die Versuche unter 3.: Spinnen, die in der Zeit vor dem Versuch nicht mit Fliegen gefüttert wurden, zeigten eine Blockierung, die anderen Tiere dagegen nicht. In drei Versuchen wurde solchen Spinnen, die keine Blockierung zeigten und die bereits mit dem Zerkauen und Auspressen des Verdauungssaftes begonnen hatten, eine der beiden PVC-Manschetten vorsichtig abgezogen; die Vorgänge, die zum Freßakt gehören, kamen sofort zum Stillstand, und innerhalb von 10 sec wurden die Beuteballen weggeschleudert.

5. Manschette vorn offen; Pedipalpenspitze reicht nicht bis zur vorderen Öffnung der Manschette. Die Spitze des Pedipalpus lag 1—2 mm hinter der Öffnung der Manschette. In insgesamt 15 Versuchen verhielten sich die Tiere wie die in den Versuchsreihen 1 und 2.

6. Manschette vorn offen; Pedipalpenspitze reicht 1 mm über die vordere Manschettenöffnung hinaus. Gegenüber den Versuchsreihen 1, 2 und 5 war hier keinerlei Unterschied festzustellen.

7. Pedipalpentarsen mit Lack überzogen. Als Lack wurde ein farbloser Nitrolack verwendet, der in fünf Schichten übereinander auf die Pedipalpentarsen aufgetragen wurde. Die untere Schicht war jeweils vollkommen trocken, ehe die nächste aufgezogen wurde (2 Tiere, 5. Häutungsstadium).

Beide Versuchstiere lehnten vom Tag der Lackierung an die üblichen Futtertiere *(Drosophila melanogaster)* ab. Neun Tage nach der Lackierung häutete sich eine der beiden Spinnen. Die mikroskopische Untersuchung der Exuvie ergab, daß auf dem Lack zwar Kratzspuren der Chelicerenklauen vorhanden waren, der Lack selbst aber keine weiteren Beschädigungen aufwies. Beide Versuchstiere wurden am folgenden Tag (= 10. Tag nach der Lackierung) mit *Drosophila* gefüttert, wobei beide Versuchstiere diese annahmen und fraßen. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß bei dem noch nicht gehäuteten Tier am rechten Pedipalpentarsus ein etwa 0,5 mm^2 großes Stück des Lacküberzuges herausgebissen worden war. Die Spuren der Chelicerenklauen waren einwandfrei feststellbar. Die Stelle, an der der Lacküberzug fehlte, lag auf der Außenseite in der Nähe des distalen Endes des Tarsus.

Dieser Versuch lieferte einen Hinweis, in welchem engeren Bereich die Geruchsrezeptoren zu suchen sind.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse von D I—II. 1. *Cupiennius salei* besitzt auf sämtlichen Extremitätentarsen Geruchsorgane.

2. Die Sinnesorgane der Pedipalpen liegen in der Nähe des distalen Endes des Tarsus.

3. Obwohl die Spinnen mit sämtlichen Extremitäten Geruchsstoffe wahrnehmen können, dienen offensichtlich die Organe der Pedipalpen-

tarsen einer genaueren Prüfung der Beute, denn ihre Ausschaltung führt an einer bestimmten Stelle der Fang- und Freßhandlungskette zu einer Blockierung.

4. Diese Blockierung kann durch einen Lernvorgang (Reizassoziation) vermieden werden.

III. Morphologische und histologische Untersuchungen

Die mikroskopische Untersuchung der äußeren Morphologie der Tarsen lieferte die folgenden Ergebnisse:

1. Laufbeintarsen. Neben den Trichobothrien tragen die Laufbeintarsen eine große Anzahl verschieden gestalteter Haare und Borsten, die aber alle für die Wahrnehmung von Geruchsstoffen nicht in Frage kommen, wie die auf S. 582 dargestellten Versuche zeigten. Sie dürften vor allem als Tasthaare dienen. Die sog. Scopulaehaare sollen ein Emporklettern an glatten Flächen ermöglichen, was umstritten ist, da auch Spinnen ohne Scopulae diese Fähigkeit zeigen. Andere Erhebungen der Cuticula fehlen vollständig.

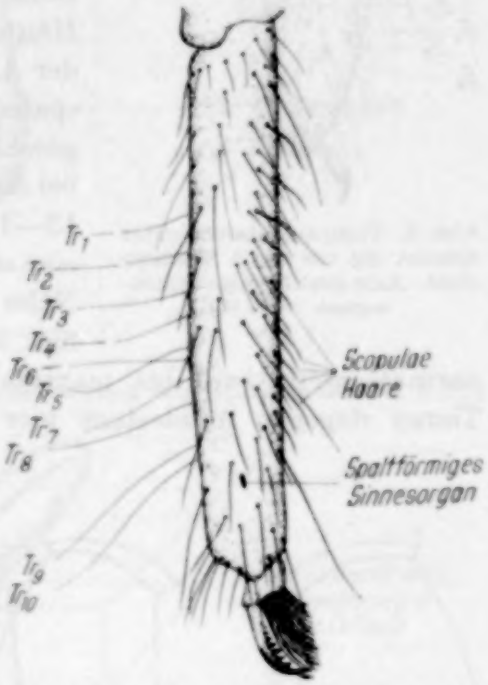


Abb. 5. Laufbeintarsus einer Spinne, die vor der 5. Häutung steht. Tr_1—Tr_{10}: Trichobothrien

Im distalen Drittel sind auf sämtlichen Tarsen spaltförmige Organe zu finden, die ihrem Äußeren nach im wesentlichen mit den von KASTON (1935) bei *Dolomedes scriptus*, *Phidippus audax*, *Lycosa gulosa*, *Pardosa modica* und *Misumenoides aleatorius* beschriebenen „Sensillae tomosae" übereinstimmen. Untersucht wurden sämtliche Altersstufen. Dabei zeigte sich, daß bis zur 4. Häutung in der Regel nur *ein* solches Organ vorhanden ist. Von der 4. oder 5. Häutung an kommt dann noch ein kleinerer Sinnesspalt hinzu, dessen relative Größe (zum ersten Sinnesspalt) im Laufe der nächsten 2—4 Häutungen zunimmt (Abb. 5). Von der 7.—8. Häutung an kann schließlich noch ein dritter Spalt auftreten, der aber nie die halbe Größe des ersten Sinnesspaltes erreicht.

2. Pedipalpentarsen. Wie die Tarsalglieder der Laufbeine tragen auch die Pedipalpentarsen eine große Anzahl von Borsten und Haaren, die sich nicht von denen der Laufbeine unterscheiden. Außerdem tragen die Pedipalpentarsen noch drei aufrichtbare Stacheln (bei etwa 250 untersuchten Tieren wurden in je einem Fall zwei bzw. vier festgestellt), die den Laufbein-

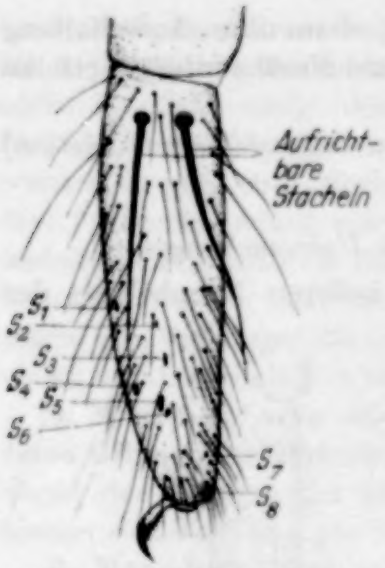


Abb. 6. Pedipalpentarsus einer Spinne, die vor der 5. Häutung steht. Acht spaltförmige Sinnesorgane (S_1—S_8)

tarsen fehlen. Weiterhin unterscheiden sich die Pedipalpentarsen von den Laufbeintarsen durch den Besitz des Blumenthalschen Tarsalorganes.

Während auf den Laufbeintarsen bis zur 4. oder 5. Häutung nur *ein* spaltförmiges Sinnesorgan vorhanden ist, sind es bei den Pedipalpen schon bei der 1. Häutung mindestens zwei. Sie nehmen von Häutung zu Häutung an Zahl und Größe zu, so daß bei der 4. Häutung schon bis zu acht Sinnesspalten vorhanden sein können (Abb. 6). Bei geschlechtsreifen Tieren beträgt ihre Zahl bei den Weibchen 10—12, bei den Männchen 13—15. Dieser Unterschied wird nur durch eine einzige Spaltengruppe bedingt, die in der Nähe der Klaue liegt (Abb. 7 a/b, Gruppe X). Sie umfaßt bei den weiblichen Tieren normalerweise zwei bis maximal drei Spalten, bei den männlichen Tieren dagegen mindestens vier bis maximal sechs. Diese Gruppe

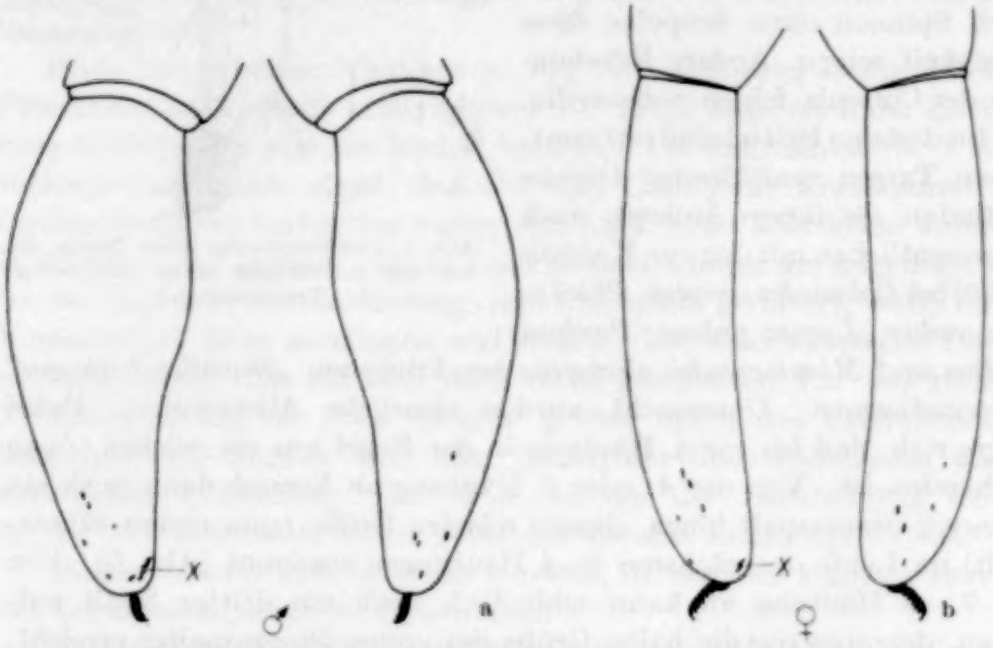


Abb. 7. a Pedipalpentarsus eines adulten Männchens; links Außenseite, rechts Innenseite. b Pedipalpentarsus eines adulten Weibchens; links Außenseite, rechts Innenseite. Man beachte den Unterschied in der mit *X* bezeichneten Gruppe

unterscheidet sich auch durch die Richtung der Spalten: Sie stehen mehr oder weniger senkrecht zu allen übrigen Spalten auf dem Tarsus.

Jungtiere, die vor der letzten Häutung innerhalb des Kokons stehen, besitzen weder auf den Laufbeintarsen noch auf den Pedipalpentarsen Sinnesspalten.

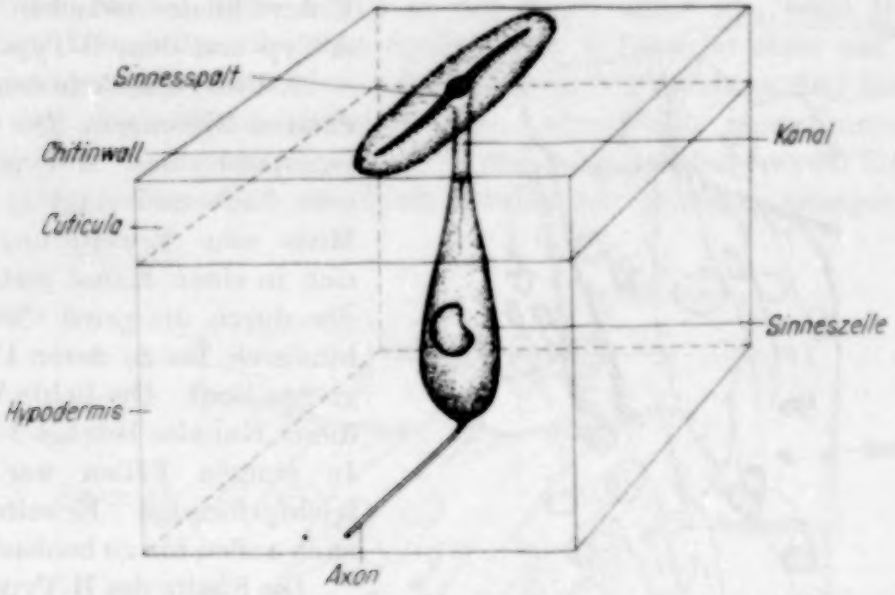


Abb. 8. *Cupiennius salei;* Sinneszelle und Cuticularbildungen eines Sinnesorgans vom A-Typ

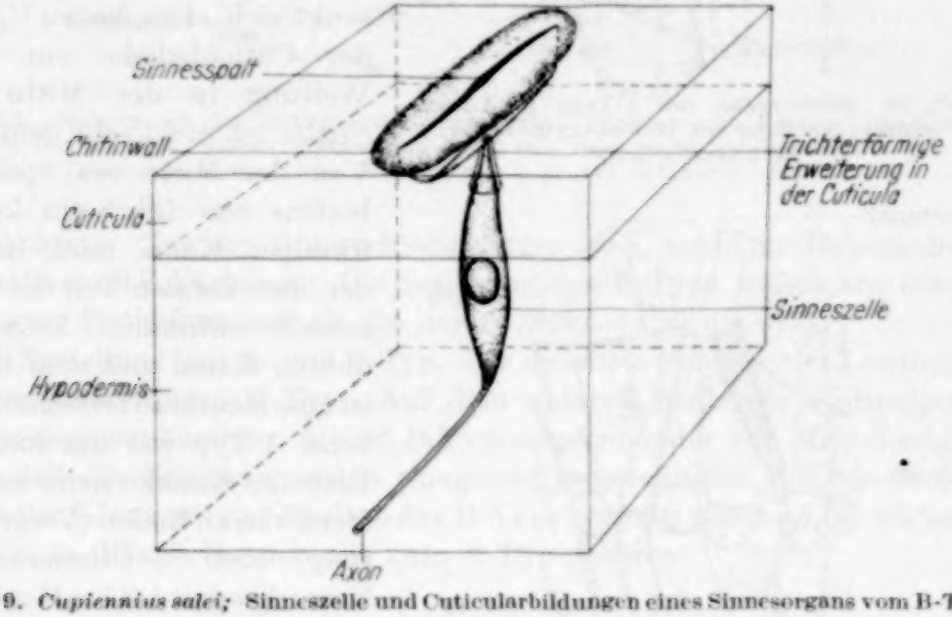


Abb. 9. *Cupiennius salei;* Sinneszelle und Cuticularbildungen eines Sinnesorgans vom B-Typ

Histologie der Sensillae tomosae. Die von außen als leicht gekrümmte (C- oder S-förmige) Spalten erscheinenden Sinnesorgane wurden von Kaston (1935) beschrieben. Sie bestehen aus einer spaltförmigen Cuticulavertiefung, die in der Mitte etwas erweitert ist, und einer Sinneszelle, die unter dieser Erweiterung liegt. In diesen Merkmalen stimmen meine Ergebnisse mit denen von Kaston überein. Die Untersuchungen

an Schnitten haben jedoch ergeben, daß man zwei verschiedene Typen zu unterscheiden hat, sowohl der Struktur der Hartteile als auch der Form ihrer Sinneszellen nach. Abb. 8 und 9 zeigen die wesentlichen Unterschiede zwischen dem A-Typ und dem B-Typ.

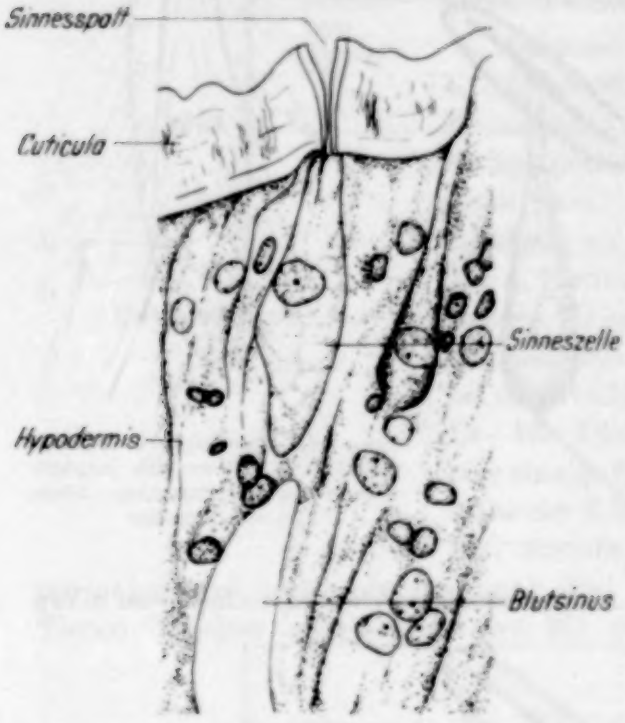


Abb. 10. Sinnesorgan des A-Typs im Längsschnitt; Färbung mit Hämatoxylin-Eosin nach HEIDENHAIN

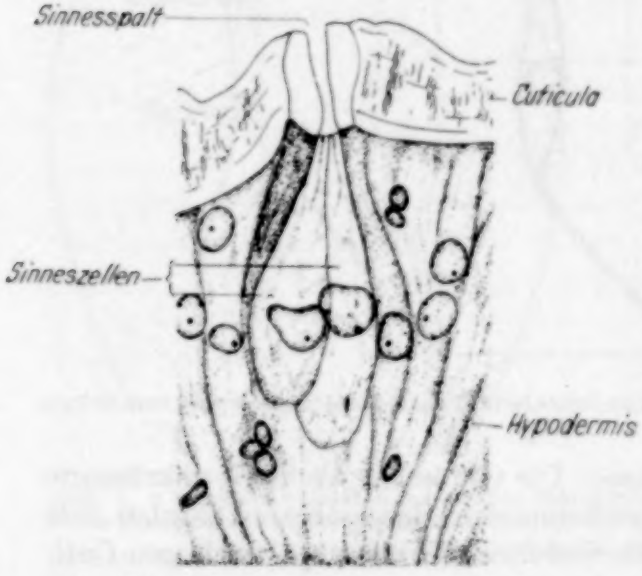


Abb. 11. Sinnesorgan vom A-Typ mit zwei Sinneszellen. Man beachte den weiten Kanal in der Cuticula. Längsschnitt, Färbung mit Hämatoxylin-Eosin nach HEIDENHAIN

3. Unterschiede in den cuticularen Bildungen. Die Cuticulaspalte des A-Typs ist sehr flach und zeigt in ihrer Mitte eine Erweiterung, die sich in einen Kanal fortsetzt, der durch die ganze Cuticula hindurch bis zu deren Untergrenze läuft. Die lichte Weite dieses Kanales beträgt 3—4 μ. In einigen Fällen war eine trichterförmige Erweiterung nach außen hin zu beobachten.

Die Spalte des B-Typs hingegen ist wesentlich tiefer: Sie senkt sich etwa bis zu $^1/_4$—$^1/_3$ der Cuticuladicke ein. Die Weitung in der Mitte der Spalte ist nicht sehr deutlich. Von der Mitte des Spaltenbodens aus führt ein kegelförmiger Kanal nach innen, der den distalen Teil der Sinneszelle aufnimmt. Zwischen diesem Kanal und dem Spalt ist eine Membran festzustellen; beim A-Typ war am inneren Ende des Kanales keine solche Membran zu finden (Vergrößerung: 1500×; Ölimmersion; Num. Apertur 1,3 bei Kondensor und Objektiv).

4. Unterschiede in den Sinneszellen. Die Sinneszellen des A-Typs und B-Typs unterscheiden sich sowohl in ihrer äußeren Gestalt als auch in der Form des Zellkernes: Während

die A-Zellen eine tropfenförmige Gestalt haben, sind die B-Zellen spindelförmig; die Zellkerne des A-Typs sind nierenförmig eingebuchtet, die des B-Typs nicht. Ein weiteres unterschiedliches Merkmal ist die Dicke des Axons: beim A-Typ in der Regel unter 1 μ, beim B-Typ zwischen 1 und 2 μ. Bei den Spalten der B-Typs ist stets nur eine einzige Sinneszelle vorhanden, während beim A-Typ bis zu drei Sinneszellen auf einen Spalt treffen können, wenngleich eine Sinneszelle pro Spalt am häufigsten ist (etwa 20% der A-Spalten haben zwei Sinneszellen, drei Sinneszellen pro Spalt wurden nur in einem einzigen Fall

Abb. 12. Sinnesorgan des B-Typs im Längsschnitt. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin nach HEIDENHAIN. Dieses Sinnesorgan weist eine sehr große Ähnlichkeit mit den „slit sense organs" von KASTON auf (z. B. bei *Dolomedes scriptus*)

beobachtet). Gewisse Unterschiede zeigen sich auch im färberischen Verhalten (HE-Färbung): Die Zellkerne des B-Typs weisen ein etwas dichteres Reticulum auf als die der A-Zellen (Abb. 10—12).

5. Verteilung von A- und B-Typ. Die Sensillae tomosae der Laufbeintarsen gehören zum A-Typ. Auf dem unteren Ende der Pedipalpentarsen dagegen kommen A- und B-Typ nebeneinander vor. Dabei zeigte sich, daß die Gruppe mit den waagrecht angeordneten Spalten in der Nähe der Klaue nur aus Spalten des B-Typs besteht, während die übrigen Organe in diesem Bereich alle zum A-Typ gehören.

IV. Die Nerven der Sensillae tomosae

Die Axone der Sinneszellen der spaltförmigen Organe verlaufen eine kurze Strecke (etwa 50—100 μ) *einzeln* zwischen den Hypodermiszellen, vereinigen sich dann mit anderen Nervenfasern (z. B. von Tasthaaren) zu einem Faserbündel, das aus etwa 10—15 Einzelfasern besteht. Diese kleinen Faserbündel ziehen rund 100—200 μ weit ebenfalls innerhalb der Hypodermis in Richtung zum proximalen Ende des Tarsus. Mehrere

solche Bündel vereinigen sich schließlich zu einem Nerv, der nun aus rund 30—60 Einzelfasern besteht. Diese größeren Nerven sind in der Regel an der Außenseite von einem Blutsinus umgeben, mit der Innenseite liegen sie der Basalmembran dicht an (Abb. 13). Sie durchstoßen dann die Basalmembran (Abb. 14) und verlaufen frei im Innern des Tarsus, wobei sie sich schrittweise im proximalen Tarsusabschnitt zu zwei Nerven vereinigen, die immer näher zusammenrücken, um in der Tibia schließlich zu einem einzigen großen Extremitätennerv zu verschmelzen. Im Laufbeintarsus ist der Verlauf der gleiche. Dieser durch die Aufnahme weiterer Faserbündel (sensorisch, motorisch, gemischt) immer dicker werdende Beinnerv bzw. Pedipalpennerv durchzieht die Extremität in ganzer Länge, wobei er immer in der Nähe der Arterie bleibt, streckenweise sich sogar dicht an sie anlegt. Das Gefäß weist mehrere Öffnungen auf, aus denen Hämolymphe in den Blutsinus strömt, der den Nerven umgibt. Diese innige Umspülung mit sauerstoffreicher Leibeshöhlenflüssigkeit ist auch bei den Ästen des Hauptnerven zu beobachten; zu ihnen gehen eigene Gefäße hin, die dem Sinus, der den Nerven umgibt, Hämolymphe zuführen.

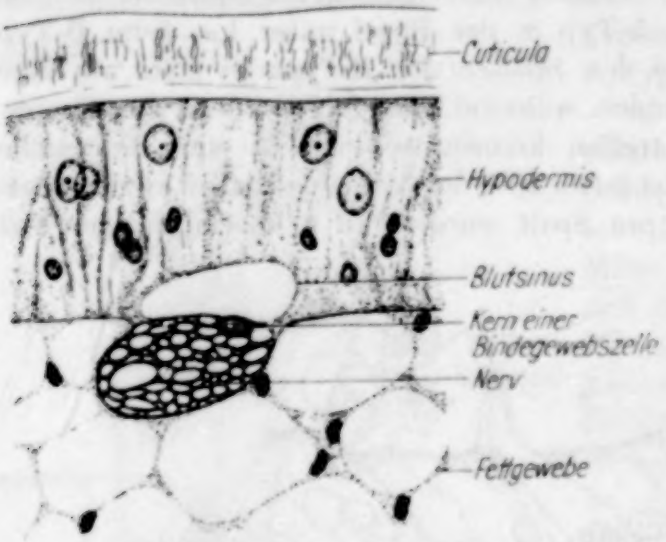


Abb. 13. Ein kleiner Nerv verläßt die Hypodermis. Die Basalmembran wölbt sich weit ins Innere der Extremität (Pedipalpentarsus eines adulten Weibchens) vor

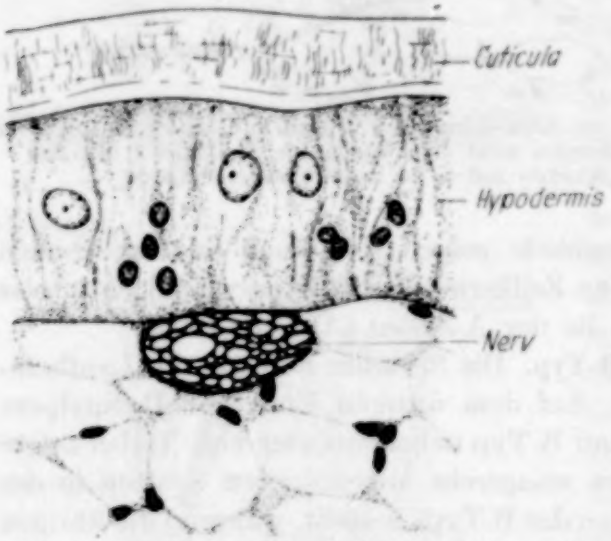


Abb. 14. Der gleiche Nerv wie in Abb. 13, 20 μ weiter proximal. Er hat die Basalmembran durchstoßen und verläuft nun frei im Inneren des Pedipalpentarsus

Im Prosoma münden alle 10 großen Extremitätennerven in die Ganglienmasse ein. Daneben verläßt außerdem noch ein weiterer, allerdings sehr viel dünnerer

Nerv jedes Bein. Beim Pedipalpus sind es zwei. Diese dünnen Nerven münden über dem eigentlichen Hauptnerv in das Unterschlundganglion ein. Wahrscheinlich handelt es sich bei ihnen um die Nerven, die diejenigen Faserbündel vereinigen, die über die ganze Länge der Extremität *innerhalb* der Hypodermis verlaufen. Präparatorisch läßt sich solch ein Nerv nur bis in die Coxa hinein verfolgen, wenn man vom Unterschlundganglion her kommt. In der Coxa oder spätestens in der proximalen Femurhälfte taucht er in die Hypodermis ein und teilt sich in kleine Faserbündel auf.

V. Ergebnisse der elektrophysiologischen Untersuchungen

In Anlehnung an die Versuche von PRINGLE (1955), WALCOTT und VAN DER KLOOT (1959) versuchte ich an autotomierten Extremitäten zu arbeiten. Bei den durch Autotomie gewonnenen Beinen oder Pedipalpen wurde sofort der Nerv freigelegt, vom umliegenden Gewebe gereinigt und über einen Silberhaken gehängt. Um den Nerven vor dem Austrocknen zu schützen, wurde die Operationsstelle mit säurefreier Vaseline abgedeckt. In anderen Versuchen wurde an Stelle des Silberhakens eine Wolframspitze verwendet, die bis zur Mitte des Nervs eingestochen wurde. Es gelang nie, von den Nerven autotomierter Extremitäten Aktionspotentiale abzuleiten. Auf Grund der histologischen Untersuchungen lag der Verdacht nahe, daß in den autotomierten Extremitäten die O_2-Versorgung der nervösen Strukturen nicht mehr gesichert ist. Infolgedessen wurde nur noch mit *ganzen* Tieren gearbeitet.

1. Untersuchungen am Pedipalpentarsus. Die histologischen und verhaltensphysiologischen Untersuchungen haben es wahrscheinlich gemacht, daß die Geruchsorgane unter den spaltförmigen Sinnesorganen zu suchen sind. Daß es sich bei diesen Organen nur um Geruchsorgane handelt, war unwahrscheinlich, da eindeutig zwei verschiedene Typen zu unterscheiden sind. Auch der Vergleich mit den Laufbeintarsen, auf denen nur der A-Typ vorkommt, spricht dagegen.

Es bestanden zunächst zwei Fragen: a) Welcher Art sind die elektrischen Reaktionen bei chemischer Reizung des Pedipalpus?

b) Welche Sinnesorgane kommen für die Wahrnehmung von Geruchsstoffen in Frage?

Wird auf den Pedipalpentarsus ein Luftstrom gerichtet, der einen Geruchsstoff enthält, so erhält man eine Serie von Potentialen, die vor der Reizung nicht zu beobachten waren. Die Impulse sind von unterschiedlicher Größe; jedoch zeigen sie keinen kontinuierlichen Übergang in ihrer Amplitude, sondern lassen sich zu einzelnen Größenklassen zusammenfassen.

Wie weit man bei dieser Klassifizierung gehen darf, hängt in erster Linie von der Meßgenauigkeit ab. Der Rauschpegel hatte z. B. in einem bestimmten Versuch eine Höhe von 1 mm, das entspricht 50 μV, bei einer gleichzeitigen Potentialhöhe von maximal 40 mm, d. h. 2 mV (bei Verwendung eines Vorverstärkers und geeigneter Frequenzbandbeschneidung). Die Amplitude des Rauschens lag unter der mittleren Differenz zweier Impulsklassen. Trotzdem kann über die exakte Zahl

der Klassen noch keine endgültige Aussage gemacht werden. Jedenfalls ist die Zahl der vom Pedipalpus ableitbaren Impulstypen wesentlich höher als bei einem Laufbeintarsus. Die Zahl 5 dürfte mit Sicherheit überschritten werden.

Bei Reizung mit gleichbleibender Intensität ist am Reizanfang der Anteil der hohen Spikes relativ größer als gegen das Reizende zu. Bei genügend langer Reizdauer (2—5 min) fallen die großen Potentiale ganz aus, treten dann nur hin und wieder sporadisch auf, um schließlich nach rund 10 min vollständig und endgültig zu verschwinden. Dieses Verschwinden der einzelnen Potentiale geschieht dabei nicht wahllos, sondern immer klassenweise (Abb. 15). Diese Erscheinung läßt den Schluß zu, daß immer *eine* solche Spikesorte einem einzigen Rezeptor zuzuordnen ist; im Laufe einer Reizung fällt dann Rezeptor für Rezeptor aus, d. h. sie werden bei der betreffenden Geruchsstoffkonzentration nicht mehr erregt, denn bei einer Erhöhung der Konzentration treten sie wieder auf. Am Schluß einer langandauernden Erregung feuert nur noch ein einziger Rezeptor, wobei die einzelnen Impulse mit zunehmender Zeit nicht mehr regelmäßig auftreten, sondern gruppenweise. Schließlich fällt auch er aus. Die Zeit bis zum vollständigen „Einschlafen" sämtlicher Rezeptoren hängt sowohl von der Konzentration als auch von der Art des Geruchsstoffes ab: Bei Fettsäuren dauert es sehr lange (bis 30 min) — bei Stoffen, die für den Menschen einen aromatischen Geruch besitzen, z. B. Benzaldehyd, dagegen ist der vollständige Erregungsausfall schon nach 10—15 min zu beobachten. Daß dieser Unterschied nicht von der Konzentration des Reizstoffes abhängt, sondern tatsächlich geruchsstoffbedingt ist, wird auf S. 598 f. und 604 noch bewiesen werden. Abb. 16a zeigt eine Registrierung, die durch Reizung mit Äther erhalten wurde. Es feuert noch nach 8 min nach Reizbeginn ein einziger Rezeptor, und zwar noch einigermaßen regelmäßig. Eine Abnahme der Frequenz zum Erregungsende hin ist aus der Registrierung deutlich zu ersehen. Nach 10 sec hat die Gruppenbildung ihr Maximum

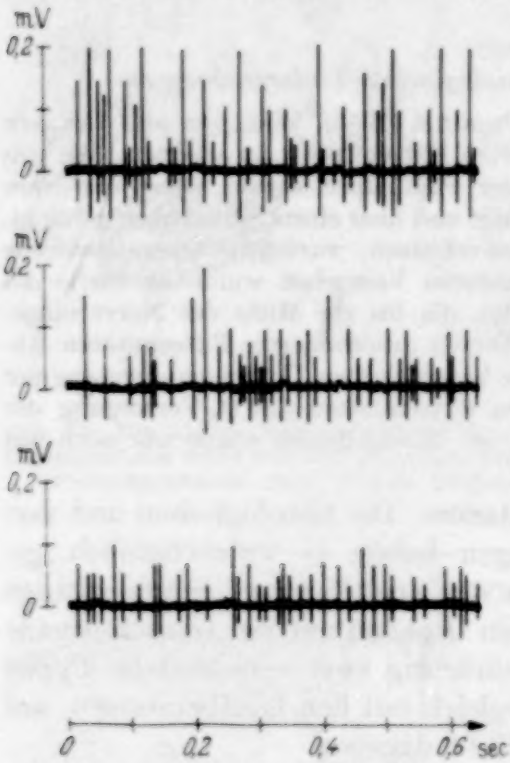


Abb. 15. Ableitung vom Pedipalpus; klassenweiser Ausfall der Einzelimpulse mit zunehmender Reizdauer. Zeitabstand der drei Registrierungen: 60 sec. Reizstoff: Propionsäuredampf

erreicht (Abb. 16b), und nach weiteren 10 sec sind in der Registrierung die letzten drei Entladungen des Rezeptors aufgezeichnet (Abb. 16c).

Ähnliche Bilder erhält man, wenn mit so geringen Konzentrationen der Duftstoffe gearbeitet wird, daß die Rezeptoren gerade erregt werden; auch hier bilden die Potentiale Gruppen. Allerdings bestehen die Gruppen nicht aus Impulsen desselben Rezeptors, sondern wahrscheinlich aus Potentialen verschiedener Sinneszellen. Abb. 17 zeigt zwei solche Gruppen, deren Impulse mit einiger Sicherheit fünf verschiedenen Rezeptoren zugeordnet werden können. Wie diese Gruppenbildung zustande kommt, ist nicht bekannt.

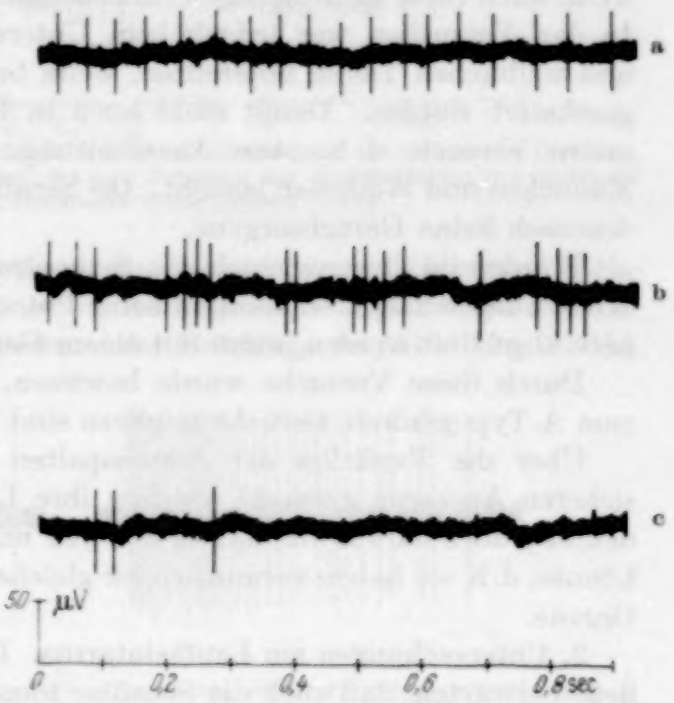


Abb. 16a—c. Ableitung vom Pedipalpus: Der letzte Rezeptor feuert noch. Bei a kontinuierliche Folge der Impulse; bei b Gruppenbildung; bei c die letzten drei Entladungen. Reizstoff: Äther; Zeitabstand der drei Registrierungen: 10 sec; 8 min nach Reizbeginn aufgenommen

Aus diesen Versuchen folgt, daß auf den Tarsen der Pedipalpen Sinnesorgane liegen, die auf Geruchsstoffe antworten.

Identifizierung der Rezeptoren. Überzieht man den Bereich, in dem die Sensillae tomosae liegen, mit einer sehr dünnen Schicht Paraffinöl, so können bei chemischer Reizung vom Pedipalpennerv keine Potentiale mehr abgeleitet werden. Das gleiche läßt sich mit vorsichtig aufgebrachter erwärmter Vaseline (35° C), einem Wassertropfen oder Hämolymphe erzielen. Zumindest ein Teil der Sensillae tomosae dient also der Geruchswahrnehmung.

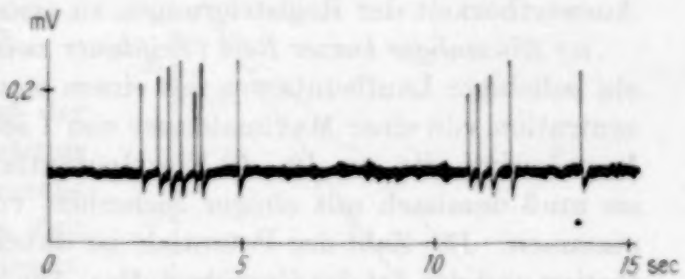


Abb. 17. Ableitung vom Pedipalpus, Konzentration des Geruchsstoffes in der Nähe der Wahrnehmungsschwelle (Methylbenzoat): Gruppenbildung der Impulse, die mit ziemlicher Sicherheit von fünf verschiedenen Rezeptoren stammen

Da die Spalten des B-Typs von den anderen Sinnesspalten etwas getrennt liegen, wurde versucht, sie allein auszuschalten. Dies gelang mit einem winzigen Tröpfchen Wachs-Colophonium, das unmittelbar über

der Klaue aufgeschmolzen wurde. Da diese Gruppe einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus zeigt — beim Weibchen sind es durchschnittlich zwei Spalten, beim Männchen dagegen vier bis sechs —, müßte im Versuch ein Unterschied in der Anzahl der Impulstypen feststellbar sein, wenn auch diese spaltförmigen Sinnesorgane Geruchsrezeptoren wären. In den Versuchen war jedoch kein Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Tieren feststellbar, wenn bei beiden die B-Spalten ausgeschaltet wurden. Damit steht auch in Einklang, daß auch im normalen Versuch, d. h. ohne Ausschaltung, kein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen besteht. Die Sensillae tomosae des B-Typs sind demnach keine Geruchsorgane.

Wurden im Gegenversuch alle Sinnesspalten des A-Typs auf gleiche Weise ausgeschaltet, so konnten keine Potentiale mehr vom Pedipalpennerv abgeleitet werden, wenn mit einem Geruchsstoff gereizt wurde.

Durch diese Versuche wurde bewiesen, daß die Sinnesspalten, die zum A-Typ gehören, *Geruchsrezeptoren* sind.

Über die Funktion der Sinnesspalten des B-Typs können keine sicheren Aussagen gemacht werden; ihre Lage in der Nähe der Klaue deutet jedoch darauf hin, daß es sich hier um Propriorezeptoren handeln könnte, d. h. sie haben vermutlich die gleiche Funktion wie die lyriformen Organe.

2. Untersuchungen am Laufbeintarsus. Die Versuche am Pedipalpus ließen erwarten, daß auch die Sensillae tomosae der Laufbeintarsen, die ebenfalls zum gleichen Typ wie die Geruchsrezeptoren der Pedipalpentarsen zählen, der Wahrnehmung von Geruchsstoffen dienen. Da ihre Zahl beim adulten Tier maximal 3 beträgt — in der Regel sind nur 2 vorhanden — war eine größere Übersichtlichkeit und damit eine bessere Auswertbarkeit der Registrierungen zu erwarten.

a) Einmaliger kurzer Reiz (Zeitdauer zwischen 0,5 und 2,5 sec). Wird ein beliebiger Laufbeintarsus mit einem einmaligen Reiz niedriger Konzentration von einer Maximaldauer von 1 sec gereizt, so erhält man eine Impulssalve, die aus 10—40 Einzelpotentialen gleicher Größe besteht; sie muß demnach mit einiger Sicherheit von einem einzigen Rezeptor stammen. Die Zahl der Potentiale ist dabei abhängig von der Konzentration und der Art des Geruchsstoffes. Die kleinste von mir beobachtete Salve bestand aus 7 Einzelpotentialen (schwellige Reizung eines einzelnen Rezeptors mit n-Caprylsäure, Reizdauer etwa 0,3 sec).

Bei gleichbleibender Reizdauer, aber zunehmender Konzentration des Reizstoffes, werden diese Salven länger. Gleichzeitig nimmt auch die Frequenz der Impulse zu (Abb. 18). Die Variation der Reizstoffkonzentration erfolgte nur qualitativ, da die Einstellung einer bestimmten Konzentrationsstufe mit der von mir verwendeten Apparatur nicht möglich war.

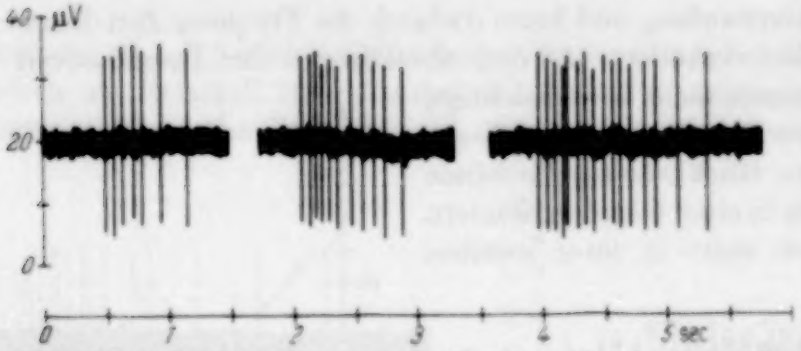
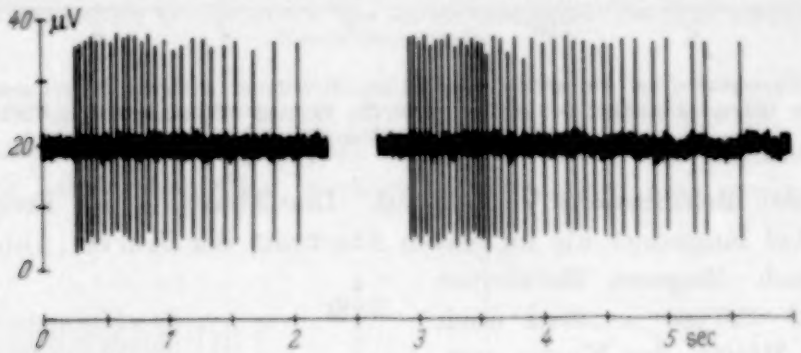
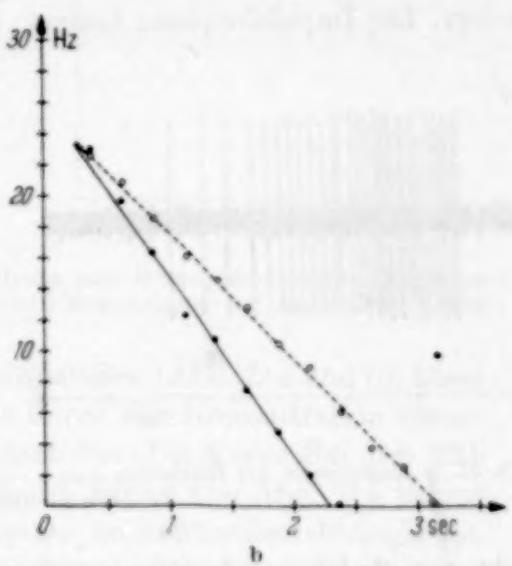


Abb. 18. Abhängigkeit der Salvenlänge von der Konzentration des Reizstoffes (Propionsäuredampf); Reizdauer unverändert: 0,4 sec. Zunahme der Konzentration in quantitativ nicht genau erfaßbarer Weise (etwa 1:3:10)

Bei gleicher Geruchsstoffkonzentration, aber verschiedener Reizdauer (unterhalb von 1 sec) ist die Anfangsfrequenz gleich, die Salvenlänge jedoch nimmt mit zunehmender Reizlänge zu (Abb. 19a und b).



a



b

Abb. 19. a Abhängigkeit der Salvenlänge von der Reizdauer bei gleichbleibender Konzentration des Reizstoffes (Propionsäuredampf). Salve I: 0,7 sec, Salve II: 1 sec. b Frequenz-Zeit-Kurven der beiden Salven. Ausgezogene Kurve: Salve I, gestrichelte Kurve: Salve II

Dauer des Reizes und Länge der Salve stehen in einem Verhältnis von 1:2 bis 1:3. Die Sinneszelle feuert noch eine geraume Zeit weiter, bis die Erregung erlischt, eine Erscheinung, die auch von anderen Rezeptoren bekannt ist.

Bei kurzen Reizen unter 1 sec erhält man dann für die Änderung der Frequenz mit der Zeit eine Gerade, die um so steiler verläuft, je kürzer die Reizdauer war (Abb. 20a, b, sowie Abb. 19b). Die Rezeptoren haben eine sehr lange Latenzzeit: etwa 1 sec. Bei Reizen über 1 sec fällt deshalb der Reiz

in den Salvenanfang und kann dadurch die Frequenz-Zeit-Kurve dieses Salventeiles verändern. In den Abbildungen der Impulssalven wurde die Latenzzeit nicht berücksichtigt. Bei längerer Reizdauer – etwa 1,5 sec – erfolgt die Rückkehr zur Basislinie nicht mehr in einer Geraden, sondern die Kurve weist in ihrer zweiten

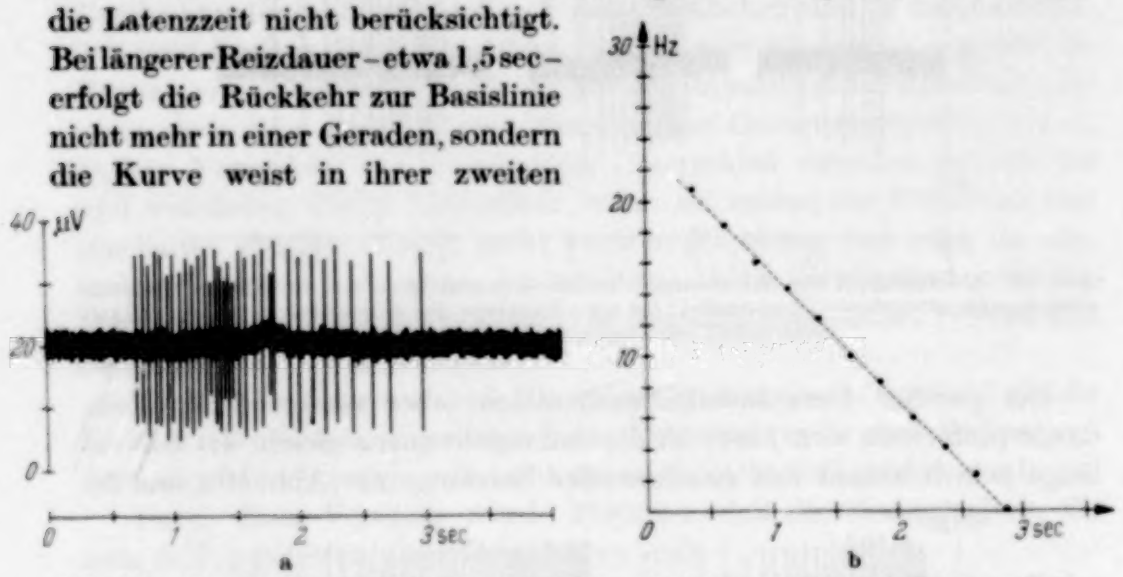


Abb. 20. a Impulssalve bei Reizzeiten von ≦1 sec (Reizdauer: 0,7 sec); b Frequenz-Zeit-Kurve dieser Salve. (Reizstoff bei den in Abb. 20, 21 und 22 dargestellten Versuchen: n-Valeriansäuredampf)

Hälfte einen nichtlinearen Verlauf auf. Die Abnahme der Frequenz erfolgt dabei langsamer als im ersten Abschnitt der Kurve (Abb. 21).

Bei noch längeren Reizzeiten — etwa 2—2,5 sec — wird auch die erste Hälfte der Kurve verändert: Die Impulsfrequenz nimmt

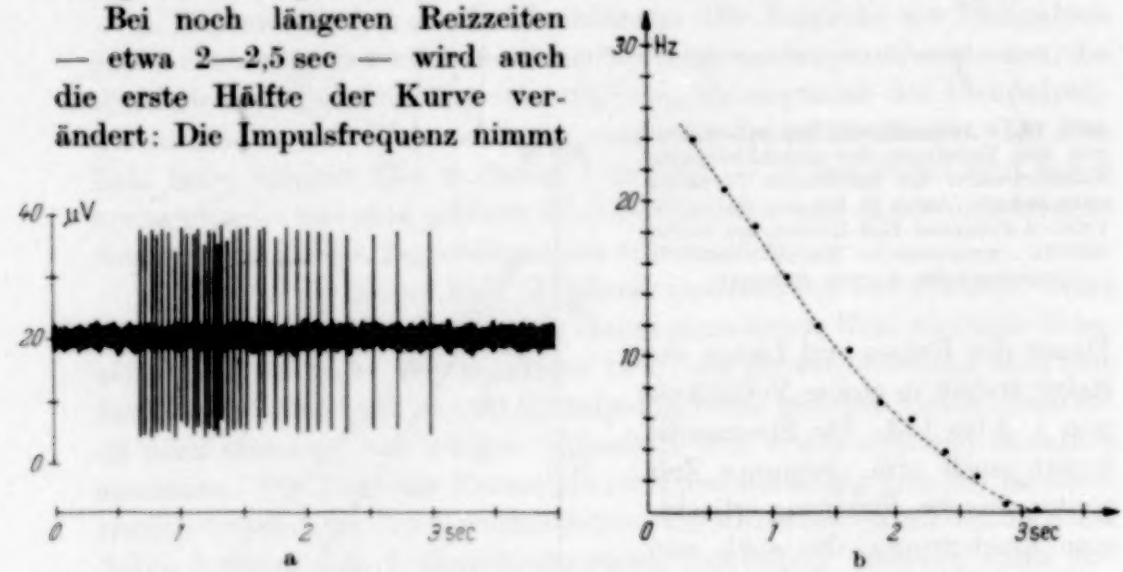


Abb. 21. a Impulssalve bei Reizzeiten von 1—1,5 sec (Reizdauer: 1,3 sec); b Frequenz-Zeit-Kurve dieser Salve

nicht von Anfang an kontinuierlich ab, sondern zunächst noch zu, um dann erst stetig — wiederum nicht linear — auf 0 zu fallen (Abb. 22).

Dabei wurde ein Phänomen beobachtet, das die Kurven in zwei Gruppen einteilt, die von der Art des Duftstoffes abhängen. Verwendet

man Fettsäuren (C_3—C_9) oder wäßrige Suspensionen von Schaben- oder Fliegenfleisch als Reizstoff (Durchperlen der Luft), so erhält man je nach Reizdauer die in Abb. 20b, 21b und 22b dargestellten Kurven für

Abb. 22. a Impulssalve bei Reizzeiten von ≧2 sec (Reizdauer: 2 sec); b Frequenz-Zeit-Kurve dieser Salve

die Änderung der Frequenz mit der Zeit. Bei Stoffen jedoch, die für den Menschen einen aromatischen Geruch besitzen, etwa Benzaldehyd oder auch ätherischen Ölen, verharrt die Frequenz eine gewisse Zeit

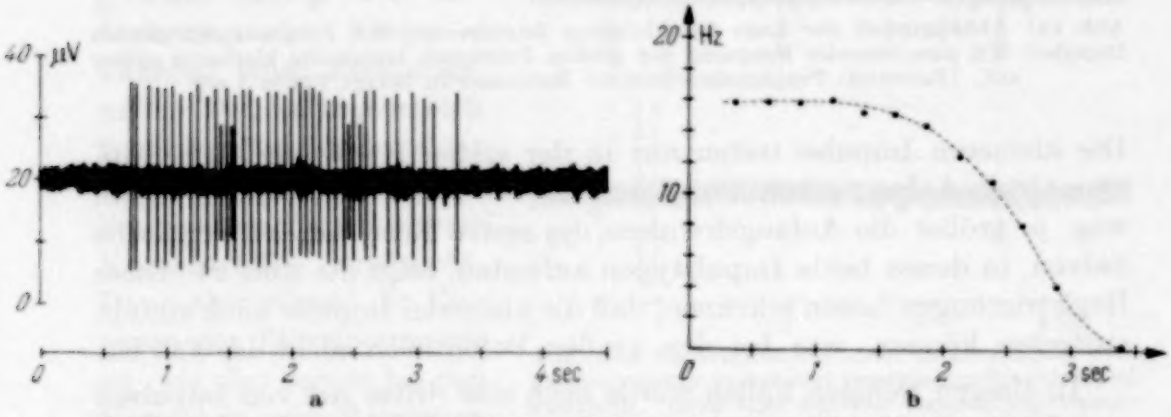


Abb. 23. a Impulssalve bei einer kurzen Reizung mit Benzaldehyddampf: Reizdauer etwa 1 sec. b Frequenz-Zeit-Kurve dieser Salve: Plateaubildung am Anfang der Kurve

im Maximalwert, um dann erst auf 0 abzusinken (Abb. 23a und b). Diese Plateaubildung der Kurve wird nicht durch die Konzentration verursacht, sondern durch die Art des Geruchsstoffes: Die Kurve von Abb. 23b beginnt bei einer Frequenz von 16 Hz, die Kurve von Abb. 21b jedoch bei 24 Hz. Da die Frequenz der Impulse konzentrationsabhängig ist, wie auf S. 596 (letzter Absatz) beschrieben wird, kann die Plateaubildung der Frequenz in Kurve 23b nicht von der Konzentration, sondern nur von der Art des Geruchsstoffes abhängen.

In den meisten Fällen wurde bei beiden Geschlechtern neben der großen Sinnesspalte auf dem Laufbeintarsus noch ein zweiter, wenn

auch kleinerer Spalt gefunden, der zum gleichen Typ (A-Typ) gehört. Demnach war in den elektrophysiologischen Versuchen ein zweiter Impulstyp zu erwarten. Bei geringen Duftstoffkonzentrationen wurde immer nur die bisher besprochene Art von Impulsen gefunden. Erst bei höheren Geruchsstoffkonzentrationen konnte ein zweiter Impulstyp beobachtet werden, der etwa halb so groß war wie die ersten Impulse. Diese kleineren Impulse treten nicht in einer regelmäßigen Folge auf, sondern sie sind unregelmäßig zwischen den größeren eingestreut. Ihre Zahl nimmt mit steigender Geruchsstoffkonzentration zu. Außerdem zeigen sie bei höheren Konzentrationen eine deutliche Gruppenbildung.

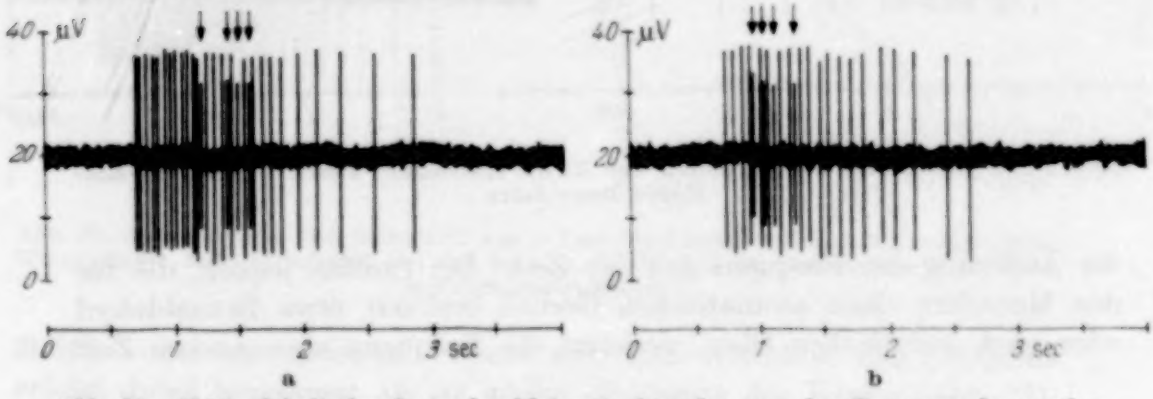


Abb. 24. Abhängigkeit der Lage der kleineren Impulse von der Frequenz der großen Impulse: Mit zunehmender Frequenz der großen Potentiale treten die kleineren später auf. (Reizstoff: Propionsäuredampf.) Reizdauer in beiden Fällen 1 sec

Die kleineren Impulse treten nur in der ersten Hälfte der Salve auf, niemals am Anfang selbst. Sie rücken um so weiter vom Erregungsbeginn weg, je größer die Anfangsfrequenz des ersten Rezeptors ist. Typische Salven, in denen beide Impulstypen auftreten, zeigt die Abb. 24. Diese Registrierungen lassen erkennen, daß die kleineren Impulse auch einzeln auftreten können, was bei den großen Potentialen nicht der Fall ist.

In einigen wenigen Fällen wurde noch eine dritte Art von Impulsen registriert, die in vielem mit dem zweiten Impulstyp übereinstimmt: Gruppenbildung, Einzelimpuls, Lage in der Salve. Diese Impulse sind kleiner als die beiden oben genannten Arten (Abb. 25).

Mehr als diese drei verschiedenen Impulsarten wurden in keinem Versuch beobachtet; auch die mikroskopischen Untersuchungen lieferten nie mehr als drei Sensillae tomosae. Damit stimmen Morphologie und elektrophysiologische Ergebnisse überein.

Werden Reize gleicher Zeitdauer und gleicher Konzentration in regelmäßigen oder unregelmäßigen Abständen (Größenordnung: 1—5 min) wiederholt, so ist selbst dann, wenn der Versuch über eine längere Zeitspanne läuft (30—120 min), kaum eine Erregungsminderung zu verzeichnen.

b) Dauerreiz. Die Versuche mit kurzen Reizen haben gezeigt, daß die Kurve für die Änderung der Frequenz mit der Zeit mit zunehmender Reizdauer immer mehr von der Geraden abweicht und einen nichtlinearen Verlauf annimmt. In den folgenden Versuchen wurde der Duftstoff als Dauerreiz gegeben. Die Konzentration des Duftstoffes wurde während eines solchen Dauerreizes nicht verändert. Die Konzentrationen wurden außerdem so gewählt, daß in einem Teil der Versuche beim selben Tier nur der Rezeptor, der die großen Impulse auslöst, erregt wird, in den anderen Versuchen jedoch beide Rezeptoren.

Abb. 25. Ausschnitte aus einer Registrierung vom Laufbeintarsus, in der drei verschiedene Impulstypen auftreten. Diese sind auf drei verschiedene Rezeptoren zurückzuführen. Reizstoff: Schabengeruch. Zeitabstand der einzelnen Ausschnitte: 2 min

Wird der Laufbeintarsus mit Fettsäuredampf von gleichbleibender Konzentration gereizt, so erhält man die in Abb. 26 dargestellte Kurve für die Änderung der Frequenz während einer Erregungswelle. Der Anfangsbereich liegt etwa bei 18 Hz, einer Frequenz, die etwa einem kurzzeitigen Reiz mittlerer Konzentration entspricht. Dann aber nimmt die Frequenz der Einzelpotentiale zu, wie dies bereits bei den Versuchen mit Reizzeiten von mehr als 2 sec beobachtet wurde. Sobald die Maximalfrequenz erreicht ist, sinkt die Kurve stetig auf 0 ab. Eintritt des Maximums und Ende der Erregung hängen davon ab, wie oft und in welchen Zeitabständen der jeweilige Duftstoff innerhalb eines Versuches geboten wurde (Abb. 26, 27 und 28). Das Maximum der Frequenz wurde bei den verwendeten Fettsäuren (C_3—C_9) übereinstimmend nach etwa 2 sec erreicht, sofern der betreffende Duftstoff innerhalb des Versuches zum ersten Mal oder doch in Abständen von mindestens 20 min geboten wurde (Abb. 26).

Nach etwa 25—30 sec tritt die schon an anderer Stelle beschriebene Gruppenbildung der Impulse auf. Die Gruppen sind zunächst nur sehr

undeutlich voneinander getrennt, rücken aber gegen das Ende der Erregung hin immer mehr auseinander. Außerdem nimmt die Zahl der Potentiale je Gruppe zum Ende hin ab. Unmittelbar vor dem Ende

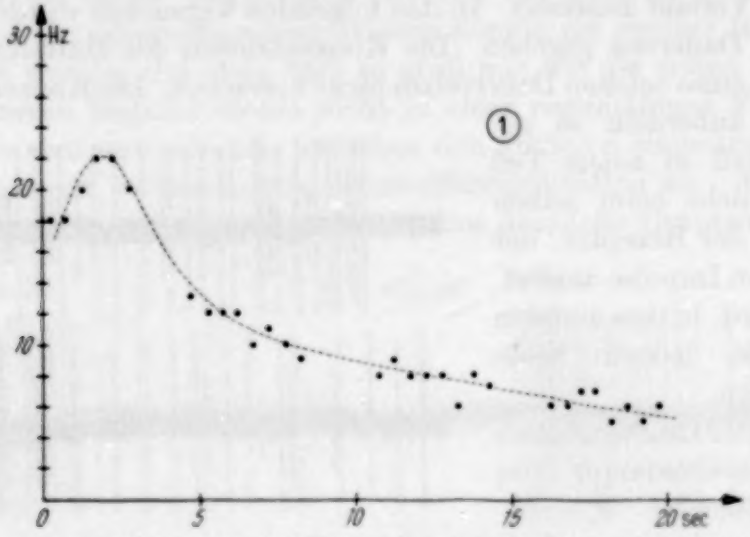


Abb. 26. Frequenz-Zeit-Kurve eines einzelnen Rezeptors bei einem Dauerreiz mit n-Caprylsäuredampf. Der Reizstoff wurde innerhalb des Versuches zum erstenmal geboten. Reizende etwa 30 sec nach dem Erregungsende. Gesamtdauer der Erregung: 60 sec

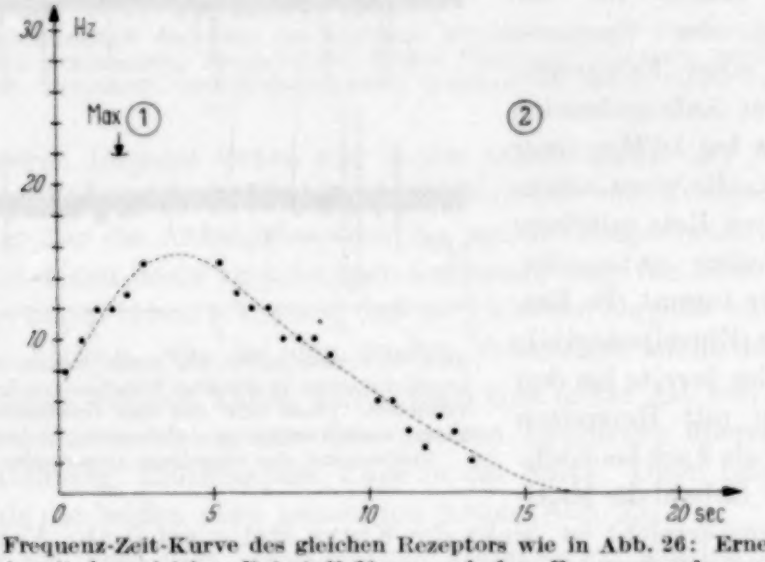


Abb. 27. Frequenz-Zeit-Kurve des gleichen Rezeptors wie in Abb. 26: Erneuter Dauerreiz mit dem gleichen Reizstoff 60 sec nach dem Erregungsende von (1)

der Erregung (d. h. in den letzten 2—3 sec) treten die Impulse in Zweiergruppen auf. Nach etwa 60 sec erlischt die Erregung vollständig. Wurde 1 min nach dem Erlöschen der Erregung mit dem gleichen Stoff gereizt, so wurde die Kurve für die Änderung der Frequenz mit der Zeit wesentlich flacher, das Maximum der Impulsfrequenz kommt später. Das auffälligste Merkmal aber ist die wesentlich kürzere Dauer der Erregung. Bereits nach 30—15 sec ist die Erregung beendet (Abb. 27). Die Kurve

wurde ebenfalls auf eine Reizung mit n-Caprylsäure von gleicher Konzentration wie in dem Versuch von Abb. 26 erhalten. Bereits nach 17 sec war hier die Erregung erloschen.

Wiederholt man diese Reize mit dem gleichen Duftstoff von gleicher Konzentration in regelmäßigen Abständen von etwa 2 min, so werden die Frequenzkurven immer flacher, das Maximum rückt immer weiter vom Erregungsanfang weg und die Gesamtdauer der Erregung wird ständig kürzer. Der Reiz war stets etwa 30 sec länger als die Erregung, z. B. Reizdauer = 50 sec, Erregungsdauer = 20 sec. Der neue Reiz beginnt

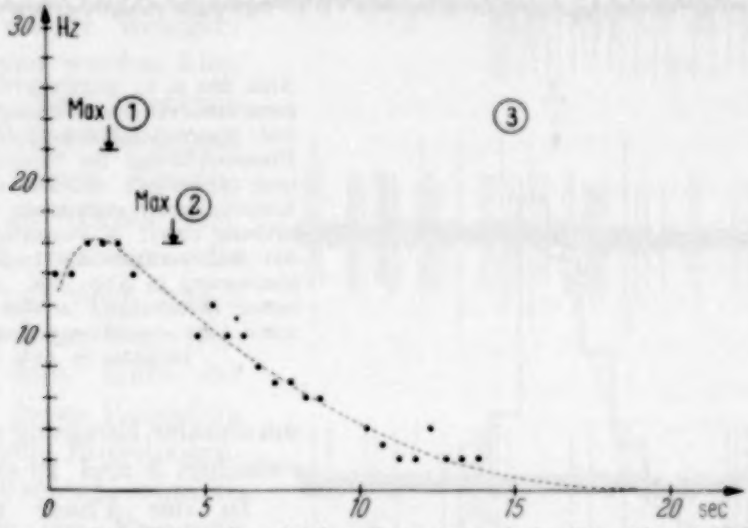


Abb. 28. Frequenz-Zeit-Kurve des gleichen Rezeptors wie in Abb. 26 und 27 bei erneutem Dauerreiz mit n-Caprylsäuredampf von *höherer* Konzentration als in (1) und (2). Zeitabstand gegenüber dem Ende von (2): 120 sec

dann 120 sec nach dem Ende des vorhergehenden Reizes. Während dieser 2 min wird Frischluft über den Tarsus geleitet. Nach 5—7 Dauerreizen treten schließlich keine kontinuierlichen Impulsfolgen mehr auf, sondern nur noch einzelne Gruppen, die zunächst noch dicht aufeinander folgen, bei weiteren Dauerreizen aber immer weiter auseinanderrücken. Gleichzeitig wird die Zahl der Impulse je Gruppe kleiner. Nach insgesamt 10—12 Dauerreizen tritt überhaupt keine Erregung mehr auf; der Rezeptor ist an den Geruchsstoff dieser Konzentration vollständig adaptiert. Durch eine Erhöhung der Konzentration des Duftstoffes kann ein an eine gegebene Konzentration adaptierter Rezeptor wieder erregt werden. Das Maximum der Frequenz-Zeit-Kurve ist ebenfalls nach etwa 2 sec erreicht, es liegt jedoch niedriger. Auch die Dauer der Erregung der ersten Reizung kann durch eine Konzentrationserhöhung nicht erreicht werden; nach etwa 15—20 sec erlischt hier bereits die Erregbarkeit (Abb. 28).

Bei den Versuchen mit kurzen Reizzeiten war bereits aufgefallen, daß bei Reizung mit Fettsäuren einerseits und aromatisch riechenden

Stoffen andererseits ein deutlicher Unterschied im Erregungsablauf besteht: Bei letzteren wird für einige Zeit die Maximalfrequenz beibehalten, während die Kurve bei den Fettsäuren und auch bei Geruchsstoffen, die von Fliegen oder Schaben stammen, sofort nach dem Erreichen der Maximalfrequenz zu sinken begann. Der gleiche Effekt war auch bei Dauerreizen zu beobachten: Die Maximalfrequenz wird ebenfalls eine gewisse Zeit beibehalten, ehe die Erregung wieder absinkt. Die Dauer

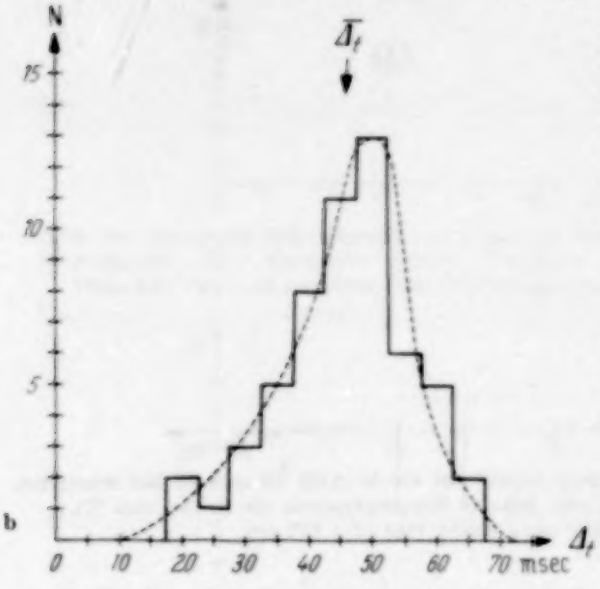


Abb. 29a u. b. Registrierung der Erregung eines einzelnen Rezeptors. Reizung mit Benzaldehyddampf führt zu einer Plateaubildung im Frequenz-Zeit-Verlauf. Innerhalb des Plateaus sind die Einzelimpulse statistisch verteilt (Abbildung 29b); b Verteilungsdiagramm der Zeitabstände der Impulse der Registrierung in Abb. 29a. Δ_t = tatsächlicher Zeitabstand zweier Impulse in msec, $\bar{\Delta}_t$ = mittlerer Zeitabstand der Impulse in Abb. 29a

maximaler Erregung schwankte zwischen 3 und 10 sec.

In der Phase maximaler Erregung weisen die einzelnen Impulse keinen gleichmäßigen Zeitabstand auf, sondern sind statistisch verteilt. Der durchschnittliche Zeitabstand zweier Impulse deckt sich dabei nicht mit dem am häufigsten vorkommenden Intervall, sondern ist kleiner als dieses [Abb. 29a, b; die gleiche Erscheinung beobachteten KUFFLER, FITZHUGH und BARLOW (1956) an den Retinazellen der Katze].

Auch die Erholung nach der Adaptation dauert bei fettsäureähnlichen und aromatisch riechenden Stoffen verschieden lang; bei Fettsäuren und bei Suspensionen von Fliegen- oder Schabenfleisch ist die volle Erregbarkeit schon nach etwa 15—20 min (vom Zeitpunkt vollständiger Adaptation an gerechnet) wiederhergestellt. Bei Stoffen von aromatischem Geruch, z. B. Benzaldehyd, Rosmarinöl, Orangenöl und Jasminöl dauert die Erholungszeit um rund 5—10 min länger.

Die bisher verwendeten Duftstoffkonzentrationen waren nicht hoch genug, um auch bei dem zweiten Rezeptor einen Erregungsvorgang auszulösen. Erhöht man die Konzentration der Dauerreize, so treten in den Impulssalven die kleineren Potentiale (s. S. 599f.) auf, deren Zahl

mit steigender Konzentration zunimmt. Dabei treten zunächst diese kleineren Impulse einzeln oder in Zweier- oder Dreiergruppen auf. Diese kleinen Gruppen nehmen im Verlauf der Erregung an Umfang und Zahl zu. Ihr Maximum, sowohl das der Anzahl der Impulse pro Gruppe als auch der Zahl der Gruppen selbst in einer bestimmten Zeiteinheit, erreichten die kleineren Potentiale kurz vor dem Ende der Erregung des Rezeptors, der die großen Impulse auslöst. Von diesem Zeitpunkt an werden auch die kleineren Impulse wieder weniger: Die Gruppen werden kleiner und die Intervalle zwischen zwei Impulsen innerhalb einer Gruppe nehmen an Größe zu. Schließlich bestehen die Gruppen nur noch aus 2 bis 3 Impulsen. Unmittelbar vor dem Ende der Erregung dieses Rezeptors können auch Einzelpotentiale beobachtet werden. Das Ende der Erregung wird erst nach der doppelten bis vierfachen Zeit erreicht, die für den ersten Rezeptor gemessen werden kann. Ausschnitte aus einer Registrierung, in der beide Impulstypen auftreten, zeigt die Abb. 30.

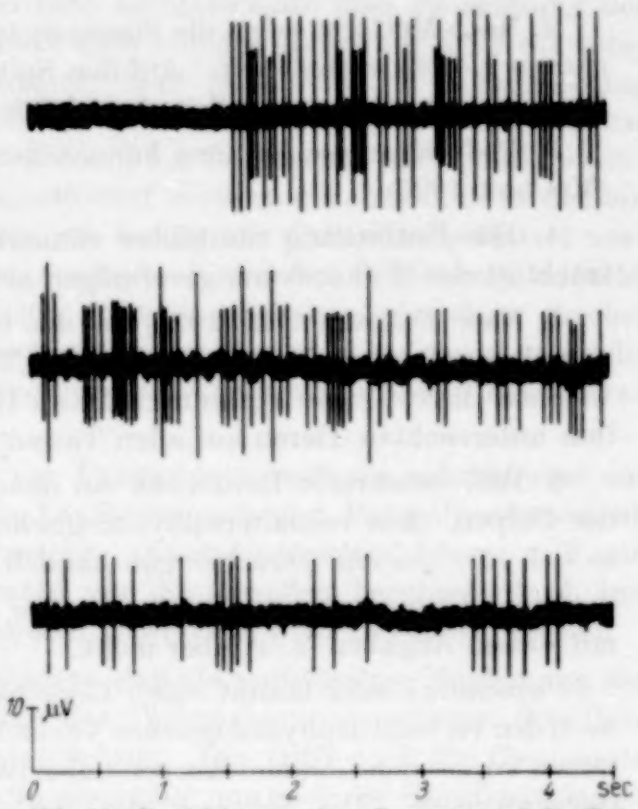


Abb. 30. Registrierung einer Erregung auf die Reizung mit Buttersäuredampf hin. Das Maximum der Erregung des Rezeptors, der die kleinen Impulse auslöst, liegt am Ende der Erregungswelle des Rezeptors, der die großen Potentiale erzeugt. Zeitlicher Abstand der einzelnen Ausschnitte: 20 sec

Über das Zustandekommen dieser Erscheinung ist nichts bekannt. Ob die Reizschwelle des Rezeptors, der die kleineren Impulse auslöst, höher liegt als die des ersten Rezeptors, kann auf Grund dieser Versuche nicht entschieden werden. Vielleicht hemmt dieser Rezeptor den zweiten bis zu einer bestimmten Eigenfrequenz. Erst nachdem diese unterschritten wird, könnte der zweite Rezeptor in Tätigkeit treten.

E. Diskussion

Die Untersuchungen der meisten Autoren sprechen für ein Vorhandensein eines Geruchssinnes bei den echten Spinnen (Araneae). Der Stand

unserer Kenntnisse über das Problem der Wahrnehmung von Geruchsstoffen bei diesen Tieren ist folgender:

1. Spinnen besitzen mit wenigen Ausnahmen (PECKHAM und PECKHAM 1887, *Argyroepeira hortorum* = *Leucauge venusta* WALCK., *Dolomedes tenebrosus* EMERTON = *Dolomedes vittatus* WALCK. und *Herpyllus ecclesiasticus*) einen Geruchssinn.

2. Nach MCCOOK sollen die Sinnesorgane mehr oder weniger über den ganzen Körper verteilt sein. Auf den Spitzen der Extremitäten und am Ende des Opisthosoma sollen sie gehäuft sein.

3. Pedipalpenlose Spinnen können noch Geruchsstoffe wahrnehmen (MCCOOK 1890).

4. Die Entfernung sämtlicher Sinneshaare von den Beinen beeinträchtigt das Wahrnehmungsvermögen nicht (PRITCHETT 1904).

5. Nach BLUMENTHAL (1935) soll das Geruchsorgan der Spinnen das von ihm gefundene und beschriebene „Tarsalorgan" sein. (Als erster wies auf dieses Organ vermutlich DAHL 1883 hin.) Es war bei den von ihm untersuchten Tieren auf allen Tarsen in Einzahl vorhanden.

6. 1957 beschreibt LEGENDRE ein neues Geruchsorgan an der Basis der Palpen. Aus verhaltensphysiologischen Versuchen schließt er, daß es sich hier um ein Geruchsorgan handelt.

Meine Untersuchungen an *Cupiennius salei* stehen z. T. in Einklang mit diesen Angaben, z. T. aber nicht.

Cupiennius salei besitzt einen Geruchssinn. Die Sinnesorgane sind nach den verhaltensphysiologischen Versuchen nur auf den Extremitätentarsen vorhanden. Andere Körperstellen besitzen bei dieser Spinne keine Geruchsorgane. Die Schlüsse, die MCCOOK aus den Versuchen von PECKHAM und PECKHAM zog, stimmen mit den von mir gemachten Beobachtungen soweit überein, daß Spinnen auf den Extremitätentarsen Geruchsorgane besitzen müssen. Die Annahme eines mehr oder weniger über den ganzen Körper verstreuten Systems von Geruchsrezeptoren trifft für *Cupiennius salei* nicht zu. Auch am Abdomenende konnten keine Geruchsorgane festgestellt werden.

PETERS (1931) fand, daß Spinnen auf sämtlichen Extremitäten Geruchsorgane besitzen müssen. Er stellte weiterhin fest, daß Laufbeine und Pedipalpen dabei nicht die gleiche Rangstufe einnehmen, sondern daß letztere den Laufbeinen übergeordnet zu sein scheinen. Allerdings sind diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf *Cupiennius salei* übertragbar, da PETERS an netzbauenden Spinnen gearbeitet hat.

Ausschaltungsversuche von mir an *Cupiennius* haben die Beobachtungen von PETERS im wesentlichen bestätigt, die er aus anderen Versuchen gewonnen hatte. Nach den Ausschaltungsversuchen sind die

Pedipalpenorgane die letzte Prüfstelle, ehe sich an die Fanghandlung der Freßvorgang anschließen kann. Nur wenn eine geruchliche Prüfung durch die Sinnesorgane der Pedipalpen möglich ist, läuft die auf S. 583f. unter 1. beschriebene Reaktionskette störungsfrei ab. Hierfür genügt schon eine der beiden Palpen. Werden dagegen beide Palpentarsen ausgeschaltet, so daß von der Beute keine Geruchsstoffe mehr an die Sinnesorgane gelangen können, so tritt normalerweise eine Blockierung des Freßvorganges ein. Damit es zu einer völligen Hemmung der Reaktionskette an diesem Punkt kommt, muß außerdem die Voraussetzung erfüllt sein, daß die Spinne das Beutetier nicht anderweitig als genießbar erkennt. Die Versuche auf S. 584f. (unter 3.) sprechen dafür, daß *Cupiennius salei* Erfahrungen sammeln und verwerten kann, d. h. er hat ein Lernvermögen. Versuchstiere, die häufig mit *Calliphora* gefüttert werden, nehmen diese auch dann an, wenn sie von den Beutetieren keinerlei geruchliche Eindrücke erhalten können. Schaben von etwa gleicher Größe wie Fliegen werden zwar gefangen, aber nicht gefressen, wenn die Spinnen noch nicht oft genug vor dem Versuch mit diesen Beutetieren gefüttert wurden.

Die Verhaltensversuche von Peters und auch von mir lieferten nur das Ergebnis, daß zwischen Laufbeintarsen und Pedipalpentarsen ein gewisser Rangunterschied besteht. Dieser Unterschied könnte z. B. auf einer unterschiedlichen Anzahl von Sinneszellen beruhen. Auch mit einer unterschiedlichen zentralen Bewertung muß gerechnet werden.

Pritchett (1904) beobachtete, daß die vollständige Entfernung der Haare von den Extremitäten das Wahrnehmungsvermögen der Tiere für Geruchsstoffe nicht beeinträchtigt. Das trifft auch für *Cupiennius salei* zu. Damit bleiben als Sinnesorgane nur noch die Sensillae tomosae (Kaston 1935) in der distalen Hälfte der Tarsen übrig. Die morphologischen und verhaltensphysiologischen Untersuchungen bestätigen diese Annahme.

Legendre (1956, 1957) beschreibt ein Organ bei Spinnen (*Tegenaria atrica, Meta merianae, Pisaura mirabilis*), das ein Geruchsorgan sein soll. Auch bei *Cupiennius salei* ist an der von Legendre angegebenen Stelle eine entsprechende Struktur vorhanden, deren Reizung mit Tabakrauch, niederen Fettsäuren und ätherischen Ölen im verhaltensphysiologischen Versuch keine Reaktionen liefert.

Verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen haben es nahe gelegt, die Chemorezeptoren für Geruchsstoffe unter den spaltförmigen Sinnesorganen der Extremitätentarsen zu suchen. Auf den Pedipalpentarsen liegen in dem durch Geruchsstoffe reizbaren Bezirk beim adulten Männchen durchschnittlich 14 (13—15), beim adulten Weibchen 11 (10—12) spaltförmige Sinnesorgane. Dabei sind beim

Männchen 4—6 Spalten, beim Weibchen 2—3, zu einer räumlich von den übrigen Sinnesspalten getrennten Gruppe zusammengefaßt. Diese Sinnesspalten unterscheiden sich eindeutig in ihrer Morphologie und Histologie von den übrigen Sinnesspalten in dem Bereich, der für Geruchsstoffe sensibel ist. Auf den Laufbeinen erwachsener Tiere liegen zwei bis maximal drei spaltförmige Organe. Ein Geschlechtsdimorphismus besteht hier nicht. Mit diesen morphologischen Ergebnissen stimmen die elektrophysiologischen Ergebnisse gut überein: Von den Laufbeintarsen können normalerweise bei geruchlicher Reizung zwei bis maximal drei verschiedene Impulstypen abgeleitet werden. Beim Pedipalpentarsus liegen die Zahlen wesentlich höher. Ein Geschlechtsdimorphismus zwischen Männchen und Weibchen konnte in Übereinstimmung mit den Ausschaltungsversuchen innerhalb dieser Versuchsreihe nicht festgestellt werden.

Der Unterschied in der Zahl der chemischen Sinnesorgane könnte unter Umständen der Grund für die im Verhaltensversuch beobachtbare verschiedene Rangstufe von Pedipalpus und Laufbeinen sein. Auch die verschieden lange Dauer bis zur vollständigen Adaptation bei den Pedipalpen- und Laufbeinorganen (bei gleicher Konzentration des Duftstoffes) kann hier eine Rolle spielen. Allerdings wissen wir nichts über die Verrechnung und Bewertung der von den Sinnesorganen hervorgerufenen Erregungen im Zentralnervensystem.

Entsprechend ihrer stark exponierten Lage fällt den Laufbeinorganen die Aufgabe einer groben geruchlichen Orientierung im Raum zu, während die Pedipalpenorgane der eingehenden Prüfung von Dingen dienen, mit denen das Tier unmittelbar in Berührung kommt. Damit stehen auch die weitausholenden Bewegungen mit dem ersten Beinpaar in Einklang, die die Tiere ausführen, wenn sie eine verlorene tote Beute suchen, und die intensiven „Abtastbewegungen" mit den Pedipalpen, wenn eine Spinne ein Beuteobjekt zwischen den Cheliceren hält, das sie soeben gefangen hat.

Für den Rangunterschied zwischen Laufbeintarsen und Pedipalpentarsen könnte noch ein anderes Phänomen eine gewisse Rolle spielen: Registrierungen von den Laufbeintarsen ergeben für das Verhältnis der Dauer der Erregung der großen Impulse zu der Dauer der Erregung der kleinen Impulse einen Zahlenwert von 1:2 bis 1:4. Diese Erscheinung ist bei den Pedipalpentarsen viel stärker ausgeprägt: Zwischen den Erregungszeiten der am schnellsten ermüdenden Zelle und der Sinneszelle, die am spätesten schweigt, bestehen Zahlenverhältnisse von 1:10 und darüber.

Zum Schluß sei auf die Erscheinung der unterschiedlichen Erholungszeiten nach vollständiger Adaptation hingewiesen. Bei Fettsäuren und

bei Geruchsstoffen, die von Beutetieren stammen, ist die Erholungsphase um knapp $^1/_3$ kürzer als bei Stoffen, die für den Menschen aromatisch riechen. Biologisch erscheint diese Tatsache für die Spinnen sehr sinnvoll, da dadurch eine Zeitspanne, in der geruchlich nichts wahrgenommen werden kann, praktisch nie auftreten dürfte — zumal sich die Tiere kaum in einem Lebensraum aufhalten dürften, in dem die Duftstoffkonzentration konstant bleibt. Hier werden vielmehr kurze oder in ihrer Stärke stark schwankende Geruchseindrücke auf das Tier einwirken. Durch das ständige Hin- und Herbewegen der vorderen Beinpaare und der Palpen wird stets von den Rezeptoren ein Geruchsgefälle durchmessen. Diese Annahme wird durch Versuche bestätigt, in denen bei intermittierenden Reizen selbst über längere Versuchszeiten die Erregbarkeit kaum abnimmt.

Zusammenfassung

1. *Cupiennius salei* besitzt einen Geruchssinn.

2. Die Rezeptoren liegen auf den Tarsen sämtlicher Extremitäten. An anderen Körperstellen konnten keine Geruchsorgane festgestellt werden.

3. Diese Sinnesorgane zerfallen in zwei funktionell verschiedene Gruppen: Den Organen der Pedipalpen kommt beim Beutefang eine bedeutende Rolle zu. Werden sie ausgeschaltet, so kommt es zu einer Unterbrechung der Reaktionskette „Fangen—Fressen".

4. Wenn die Spinne die Beute anderweitig erkennt, läuft die Reaktionskette auch nach Ausschaltung der Pedipalpen normal ab.

5. Die Organe der Laufbeintarsen dienen zur geruchlichen Orientierung im Raum, vor allem sind sie beim Wiederauffinden verlorener Beute von Bedeutung.

6. Die Zahl der Sinnesorgane ist auf den Pedipalpentarsen wesentlich größer (10—12) als auf den Laufbeintarsen (1—3, am häufigsten 2).

7. Die Geruchsrezeptoren sind spaltförmige Sinnesorgane, die sich in ihrem Bau von den Mechanorezeptoren unterscheiden. Jedes Sinnesorgan besitzt in der Regel nur eine Sinneszelle, jedoch können bis zu drei Sinneszellen je Spalt vorkommen. (Bei den Mechanorezeptoren ist stets nur eine einzige Sinneszelle vorhanden.)

8. Die Geruchsrezeptoren werden vom großen Extremitätennerv versorgt. Von ihm können mit Silber- oder Wolframelektroden Impulse abgeleitet werden.

9. Die Zahl der von den Pedipalpenpentarsen ableitbaren Impulstypen ist größer als die von einem Laufbeintarsus. Bei diesem stimmen Zahl der Spalten und Zahl der Impulsklassen überein.

10. Die Geruchsorgane der Laufbeintarsen wurden sowohl kurzen Duftstößen (Dauer zwischen 0,5 und 2,5 sec) als auch Dauerreizen ausgesetzt. Man erhält dabei zwei verschiedene Impulstypen, die sich in ihrer zeitlichen Verteilung unterscheiden. Bei sehr kurzen Reizzeiten — Dauer etwa bis 1 sec — nimmt die Frequenz der Impulse des regelmäßig feuernden Rezeptors linear mit der Zeit ab. Bei einer Reizdauer von 1—1,5 sec ist nur noch der Anfangsabschnitt der Frequenz-Zeit-Kurve linear. Bei weiterer Erhöhung der Reizdauer (2—2,5 sec) verschwindet auch am Anfang der Frequenz-Zeit-Kurve die Linearität; die Kurve steigt zunächst etwas an, um nach einem Maximum stetig bis auf 0 abzusinken.

11. Neben diesem Rezeptor, der in regelmäßigen Abständen Impulse erzeugt, konnten noch zwei weitere Rezeptoren identifiziert werden: Ihre Impulse sind in Gruppen angeordnet, ihr Erregungsmaximum weisen sie am Ende der Erregung des kontinuierlich feuernden Rezeptors auf.

12. Bei Dauerreizen erhält man vom kontinuierlich feuernden Rezeptor eine Frequenz-Zeit-Kurve, die der Kurve der 2-sec-Reize sehr ähnlich ist, sich aber über einen größeren Zeitabschnitt erstreckt. Form und zeitliche Ausdehnung der Kurve sind sowohl von der Konzentration als auch vom Adaptationszustand des Rezeptors an einen bestimmten Geruchsstoff von bestimmter Konzentration abhängig. Bei Dauerreizen in der Nähe der Wahrnehmungsschwelle erhält man keine gleichmäßige Verteilung von Einzelimpulsen, sondern diese sind zu Gruppen zusammengefaßt. Dies gilt sowohl für die Organe der Laufbeintarsen als auch für die Organe der Pedipalpen.

13. Die Zeit für die Erholung nach völliger Adaptation ist nicht für alle Geruchsstoffe gleich: Sie ist kurz bei Geruchsstoffen, die von Beutetieren kommen, oder auch bei Fettsäuren; sie ist dagegen lang bei Stoffen, die für den Menschen einen aromatischen Geruch besitzen, z. B. bei ätherischen Ölen, Benzaldehyd, Methylbenzoat u. a. Dieser Unterschied zwischen den beiden Geruchsstoffklassen ist auch in der Frequenz-Zeit-Kurve erkennbar.

Literatur

Abraham, Gerche, R.: Über die Beteiligung der Vorderbeine an der Chemorezeption bei einigen Wasserwanzen. Z. vergl. Physiol. **30**, 321—342 (1944).

Alexander, A., and D. W. Ewer: A Chemoreceptor in the Scorpion Opisthophtalmus. S. Afr. J. med. Sci. **53**, 421—422 (1957).

Barlow, H. B., R. Fitzhugh and S. W. Kuffler: Dark adaptation, absolute threshold and Purkinje shift in the single units of the cats retina. J. Physiol. (Lond.) **137**, 327—337 (1957).

— — — Change of organisation in the reception fields of the cat's retina during dark adaptation. J. Physiol. (Lond.) **137**, 338—354 (1957).

Bartels, M.: Sinnesphysiologische und -psychologische Untersuchungeen an der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. **10**, 527—593 (1929).

Blumenthal, H.: Untersuchungen über ein tarsales Sinnesorgan der Spinnen. Zool. Anz. **108**, 263—266 (1934).

— Untersuchungen über das „Tarsalorgan" der Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **29**, 667—719 (1935).

Braun, R.: Zur Biologie von Teulana triangulosaa (Walck.). Z. wiss. Zool., Abt. A **159**, 255—318 (1956).

Camin, J. H.: Observations on the life history and behavior of the snake mite Ophionyssus natricis (Gervais). Chicago Acad. Sci. Special Publ. **10**, 1—75 (1953).

Dabelow, S.: Zur Biologie der Schleimschlundspinne Scytodes thoracica. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **86**, 85—126 (1958/59).

Dahl, F.: Über die Hörhaare bei Arachnoideen. Zool. Anz. **6**, 276—280 (1883).

— Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Arch. mikr. Anat. **24**, 1—11 (1885).

— Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnen. 1923.

Gossel, P.: Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen der Cheliceraten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30**, 177—205 (1935).

Heil, K. H.: Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Z. vergl. Physiol. **23**, 1—25 (1936).

Hodgson, S. E.: Problems in Invertebrate Chemoreception. Quart. Rev. Biol. **30**, 331—347 (1955).

— Chemoreception in Arthropods. Ann. Rev. Entom. **3**, 19—36 (1958).

Holzapfel, M.: Experimentelle Untersuchungen über das Zusammenfinden der Geschlechter bei der Trichterspinne Agelena labyrinthica. Z. vergl. Physiol. **22** 656—690—(1936).

Immel, V.: Zur Physiologie des chemischen Sinnes von Nemastoma quadripunctatum (Opiliones). Naturwissenschaften **40**, 609—610 (1953).

Kaston, B. J.: The slit sense organs of spiders. J. Morph. **58**, 189—210 (1935).

— The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. Ent. Amer., N. s. **16**, 97—167 (1936).

Kuffler, S. W., R. Fitzhugh and H. B. Barlow: Maintained activity in the cat's retina in light and darkness. J. gen. Physiol. **40**, 683—702 (1956).

Legendre, R.: Localisation d'un organe olfactif non encor décrit chez les Araneides. C. R. Acad. Sci. (Paris) **243**, 1237—1240 (1956).

— Recherches sur l'olfaction des Araignées. Ann. Univ. Saraviensis **6**, 141—155 (1957).

Liesenfeld, F. J.: Untersuchungen am Netz und über den Erschütterungssinn von Zygiella x-notata (Cl.). Z. vergl. Physiol. **38**, 563—591 (1956).

Meyer, E.: Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**, 1—69 (1928).

M'Indoo, N. E.: The lyriform organs and tactile hairs of Araneids. Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia (Wash.) **63**, 375—418 (1911).

Nemenz, H.: Über den Wasserhaushalt einiger Spinnen mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration. Öst. zool. Z. **5**, 123—158 (1955).

Parry, D. A.: The smal leg-nerve of spiders and a propable mechanoreceptor. Quart. J. micr. Sci. **101**, 1—8 (1960).

Peckham, G. W., and E. G. Peckham: Some observations on the mental powers of spiders. J. Morph. **1**, 383—419 (1887).

— — Observations on sexual selection in spiders of the family attidae with some remarks on Mr. Wallon's theory of sexual ornamentation. Nat. Hist. Soc. Wisconsin **2**, 177—251 (1890).

Peters, H.: Die Fanghandlung der Kreuzspinne. Z. vergl. Physiol. **15**, 693—748 (1931).

Pringle, J. W. S.: The function of the lyriform organs of Arachnida. J. exp. Biol. **32**, 270—278 (1955).

Salpeter, M., and Ch. Walcott: An electron microscopical study of a vibration receptor in the spiders. Exp. Neurology **2**, 232—250 (1960).

Schulze, P.: Das Geruchsorgan der Zecken. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **37**, 491—564 (1941).

Sewell, M. T.: The histology and histochemy of the cuticle of a spider, Tegenaria domestica. Ann. entom. Soc. Amer. **48**, 107—118 (1955).

Walcott, Ch., and W. G. van der Kloot: The physiology of the spider vibration receptor. J. exp. Zool. **141**, 191—244 (1959).

Wolbarsht, M. L., and V. G. Dethier: Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly (Phormia regina). J. gen. Physiol. **42**, 393—428 (1958).

Zur Strassen, O.: Die Spinnen und die Tierpsychologie. Zool. Anz. **33**, 547—560 (1908).

L. R. Keller,
München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 613—625 (1961)

REAKTIONEN DES HUNDES GEGENÜBER FILMEN UND SEINE RAUMTIEFEWAHRNEHMUNG

Von

WALTER NEUHAUS

Mit 3 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. April 1961)

Inhalt

Seite

1. Anatomie und Physiologie des Hundeauges 613
2. Reaktionen auf Filme bei Hunden 616
3. Das räumliche Sehen des Hundes 619
4. Der Einfluß der Raumtiefewahrnehmung auf die Reaktionen des Hundes gegenüber Filmen 622

Zusammenfassung 624

Literatur 624

1. Anatomie und Physiologie des Hundeauges

Über die Sehfähigkeit des Hundes ist verhältnismäßig wenig bekannt, obwohl er als Hausgenosse des Menschen und Versuchstier viel beobachtet worden ist. Neuerdings ist wiederholt die Frage aufgetaucht, wie er auf Filme reagiert. Zur Deutung der im folgenden mitgeteilten Beobachtungen ist es erforderlich, auf die anatomisch-histologischen und physiologischen Grundlagen der Sehfähigkeit des Hundes einzugehen. Hierbei sollen als Norm die Verhältnisse eines mittelgroßen Hundes gelten.

Abb. 1. Horizontalschnitt durch das linke Auge eines Foxterriers. Nach ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, S. 661

Der Augenbulbus des Hundes ist fast kugelig mit einem Durchmesser von 20 mm (ROCHON-DUVIGNEAUD 1943) (Abb. 1). Nach BODEN (1910) sind Hunde im Durchschnitt kurzsichtig mit etwa —2 Dioptrien. THIEULIN (1927) fand dagegen, daß 30% normalsichtig sind und die Fehlsichtigkeit sich beidseitig verteilt, ähnlich wie beim Menschen. Bemerkenswert ist die nur geringe Akkommodationsbreite von 1—2 Dioptrien nach C. HESS (1912) und von 2—3 Dioptrien nach KAHMANN (1930). Demnach kann ein normalsichtiger Hund, dessen entspanntes (unakkommodiertes) Auge auf die Ferne eingestellt ist, sein Auge nicht

auf kurze Entfernungen scharf einstellen. Ein Mensch mittleren Alters erreicht demgegenüber eine Akkommodationsbreite von etwa 8 Dioptrien, so daß noch in 12—15 cm Entfernung scharf gesehen werden kann, während der Nahpunkt des Hundes etwa 80 cm entfernt ist. Da ein beträchtlicher Teil der Hunde weitsichtig ist, so liegt für diese der Nahpunkt mehrere Meter entfernt. Sie sehen demnach alles, was in ihrem engeren Aktionsbereich vorgeht, nicht scharf. Geometrisch-optisch ist also das Auge des Hundes merklich schlechter als das des Menschen.

Seine Netzhaut enthält keine Fovea, sondern nur eine Area centralis, in der nach THIEULIN Stäbchen und Zapfen in einem Verhältnis von 17—18:1 vorkommen. Nach ZÜRN (1902) soll allerdings bei reinrassigen Jagdhunden in der Area centralis eine stäbchenfreie Zone vorkommen. Die Hundenetzhaut ist also weniger differenziert als die des Menschen und der Primaten. Die dioptrischen Einrichtungen entsprechen in ihrer nur mäßigen Genauigkeit der Differenzierung der Netzhaut.

Das optische Auflösungsvermögen ist von SCHÄFER (1907) außer bei einer Anzahl anderer Säugetiere auch beim Hund bestimmt worden, wobei er den Durchmesser der Projektion eines Netzhautelementes in 1 m Entfernung vom Auge ermittelte. In Winkelmaß erhält man 2,54′. Danach wäre die Sehschärfe, die durch den Minimalwinkel, unter dem zwei Gegenstandselemente getrennt wahrgenommen werden, gekennzeichnet ist, auf höchstens 5′ zu veranschlagen. Beim Menschen ist das Auflösungsvermögen stark von der Beleuchtung, der Farbe und dem zu beurteilenden Gegenstandsmuster abhängig. Da ähnliches wenigstens teilweise auch für den Hund gilt, läßt sich aus den Werten von SCHÄFER die Sehtüchtigkeit nicht hinreichend beurteilen. Nach ROCHON-DUVIGNEAUD (1943) konnte ein Hund am Meeresstrand eine ruhende Möwe mit Sicherheit von einem ebenso großen Steinhaufen aus 300 m Entfernung unterscheiden. Hieraus ergibt sich eine Sehschärfe von etwa 3′, was mit den Schäferschen Ergebnissen ungefähr in Einklang steht.

Das Gesichtsfeld des Einzelauges ist beim Hund nicht genau bekannt. Es dürfte, nach den anatomischen Gegebenheiten beurteilt, etwa 170 bis 180° erreichen. Der Divergenzwinkel der Augenachsen beträgt 92°, woraus sich ein Bereich von 80—88° für das binokulare Gesichtsfeld ergibt. Er ist hinreichend groß für räumliches Sehen. Die Fixierbewegungen der Augen lassen darauf schließen, daß der Hund hierzu befähigt ist. Nach eigenen Beobachtungen gelingt ihm jedoch auch bei einäugigem Sehen das Aufschnappen fallender Futterbrocken, wofür man beidäugiges Fixieren mit Raumtiefewahrnehmung für erforderlich halten möchte.

Ob der Hund Farben unterscheiden kann, ist verschieden beurteilt worden. Nach den histologischen Befunden dürfte diese Fähigkeit nicht stark ausgeprägt sein. LUBBOKs Versuche (1889) brachten keine ein-

deutigen Ergebnisse. HIMSTEDTs Pudel lernte, verschieden rot gefärbte Kugeln zwischen andersfarbigen und grauen Kugeln optisch auszuwählen und zu apportieren. Der Rotbereich umfaßte hierbei auch orange und braun (NAGEL u. HIMSTEDT 1902, NAGEL 1907). Ob nicht nur nach der Helligkeit gewählt wurde, ist wegen der anscheinend unvollständigen Graustufen der Vergleichsobjekte nicht sicher zu entscheiden. SAMOILOFF u. PHEOPHILAKTOVA (1907) zeigten, daß ihr Versuchstier nach etwa 1000 Versuchen grün von 50 Graustufen unterscheiden konnte, allerdings mit unterschiedlicher Sicherheit. Bei den Stufen 11—16 blieben die Fehler mit 15,20 und 26% verhältnismäßig hoch. Bei einem Versuch, in dem der vertraute Kreis durch ein grünes Dreieck ersetzt wurde, während die Graustufen weiter als Kreise geboten wurden, wählte der Hund sofort die bekannte Form Kreis, obwohl sie farblos war. Hieraus geht hervor, daß ein Hund Farben nur unsicher unterscheidet, was anderen, auch eigenen Beobachtungen entspricht.

Aus dem bisher Mitgeteilten geht nicht klar hervor, ob und wie genau Hunde räumlich sehen können. Reaktionen gegenüber flachen Bildern können hierüber gewisse Aufschlüsse geben. Bei der Erfassung flacher, perspektivisch richtiger Darstellungen räumlicher Gebilde ist für den Hund mit einer zweifachen Schwierigkeit zu rechnen, die sich aus dem Fehlen der Querdisparation und der meist veränderten absoluten Größe ergeben. GRZIMEK (1943) zeigte, daß Pferde Bildern von Artgenossen in natürlicher Größe ähnlich begegneten wie einem ausgestopften Pferdephantom, indem sie es anblickten, sich näherten, es berochen und in seiner Nähe verweilten. Ja sogar spezielle Reaktionen wie Wiehern und Flehmen wurden beobachtet. GRZIMEK berichtet auch von einigen anderen Säugern und Vögeln, daß Bilder in ungefähr natürlicher Größe ähnlich wie die betreffenden räumlichen Vorbilder behandelt wurden. Abweichend hiervon waren junge Braunbären uninteressiert an einem ausgeschnittenen Bärenbild natürlicher Größe (KUCKUK 1937). Ist die Größe stark verändert, wie das z.B. bei Photographien meist der Fall ist, so bereitet das schon dem unzivilisierten Menschen Schwierigkeiten, wie M. JOHNSON (1933) mitteilt. Kongopygmäen waren nicht in der Lage, sich auf Photos zu erkennen; sie drehten die Bilder und konnten den Zusammenhang nicht begreifen, vermutlich weil ihnen die Abstraktion von der Dimension nicht gelang. Ähnliches dürfen wir wohl auch bei Säugetieren erwarten. Hunde sollen nach den langjährigen und gründlichen Erfahrungen von E. HAUCK (1928) auf Bilder im allgemeinen nicht reagieren. Gegenüber plastischen Darstellungen sah er dagegen in einigen Fällen lebhafte Reaktionen. Als Ausnahme berichtet er das Verbellen einer Bulldogge auf einem Ausstellungsplakat durch seinen Bullterrierrüden. Man darf vermuten, daß das Bild groß war. Ähnlich dürfte das Verhalten vor einem „lebenswahren, farbigen Fuchsbild" zu

beurteilen sein, über das GRZIMEK berichtet (s. auch KALBHENN 1951). Während ein Springer-Spaniel teilnahmslos blieb, griffen zwei Dackel lebhaft an, der eine sogar „stundenlang"; ein kleiner Pinscher verkroch sich jaulend. Ein Schnauzer reagierte deutlich auf einen Film, als Personen und eine Katze auftauchten.

Wenn Hunde zu räumlichem Sehen befähigt sind, sollte man erwarten, daß das Fehlen der Querdisparation den Scheindruck verändert und flache Darstellungen ihnen bekannter Objekte ganz allgemein nicht angenähert so behandelt werden wie diese selbst. Das trifft offenbar nicht zu, so daß die Frage zunächst nicht klar beantwortet werden kann.

2. Reaktionen auf Filme bei Hunden

Zur weiteren Klärung wurden 10 Hunden Schwarz-Weiß-Filme mit einer Frequenz von 24 Bildern/sec vorgeführt, die einen sie ansprechenden Inhalt hatten: 1. Schäferhund im Lauf (Encyclopaedia cinematographica E 50); 2. Mann mit Stock, der bei Annäherung eines im Film zunächst nicht auffällig sichtbaren Schäferhundes flieht und von diesem gestellt wird (Film der Zollhundeschule Neuendettelsau).

Film 1 wird zuerst meinem Hund Putsch, einer nicht reinrassigen Foxterrierhündin (10 Jahre), vorgeführt. Im nicht völlig verdunkelten Raum steht das Filmbild in etwa natürlicher Größe auf dem Boden. Aus 6 m Entfernung, seitwärts des Projektors stehend, wird der Hund auf das Geschehen aufmerksam. Er geht in gemessenem Tempo auf das Bild zu, das in der Gestalt einem befreundeten Schäferhundrüden aus der Nachbarschaft gleicht. In etwa 3 m Entfernung macht er Anstalten zur Begrüßung, wie sie sonst dem Freund gegenüber geäußert werden: Wedeln des kurzen Schwanzes und unterwürfiges Senken des Kopfes und Rumpfes. In ungefähr 1,5 m Entfernung wird die Begrüßung abgebrochen. Das Tier wendet sich ab mit einem Verhalten, das man als Unsicherheit oder Verlegenheit deuten möchte, und ist auch durch Hinweis nicht mehr für den Film zu interessieren. Bei Wiederholung der Vorführung nach etwa 15 min kommt keine Beziehung zum Film mehr zustande, der Blick wendet sich nur vorübergehend und gleichgültig dem Bild zu. Ein anderer Film, der nach einem Jahr unter ähnlichen Vorführbedingungen das Tier selbst zeigt, vermag nur für etwa 3 sec seine Aufmerksamkeit zu erregen; es bleibt dann gleichgültig. Vorher hat der Hund Filme noch nicht gesehen und ebensowenig lebensgroße Hundebilder.

Den Hunden der Zollhundeschule Neuendettelsau wurden die Filme in einem 25 m langen und 1,65 m breiten Hausgang vorgeführt (Abb. 2). Die rechts und links gelegenen Türen ließen durch ihren Glasteil stark gedämpftes Tageslicht durch. Die beiden Türen am Vorführschirm waren abgedunkelt. Der Projektor stand am blinden Ende des Ganges,

dessen Fenster verdunkelt war, und entwarf ein ungefähr naturgroßes Bild in Bodenhöhe auf dem Schirm *S*, das die Breite des Ganges fast ausfüllte. Der Bildwurf von der Rückseite hatte den Vorteil, daß die Hunde nicht in den Lichtkegel kommen konnten und dabei in unvorhersehbarer Weise ihr eigenes Schattenbild entwarfen. Das andere Ende des Ganges blieb hell. Die durch die breite Tür hereingeführten Hunde wurden zuerst in 15—16 m Entfernung von ihren Führern auf den Film aufmerksam gemacht und dann bis zum Punkt *D* in 11 m Entfernung geführt.

Vier der geprüften Hunde hatten vor der Filmvorführung schon Erfahrung mit Fernsehen; einer hatte sich einmal für gezeigte Hunde interessiert, die anderen hatten in keinem Fall reagiert. Nur drei Hunde

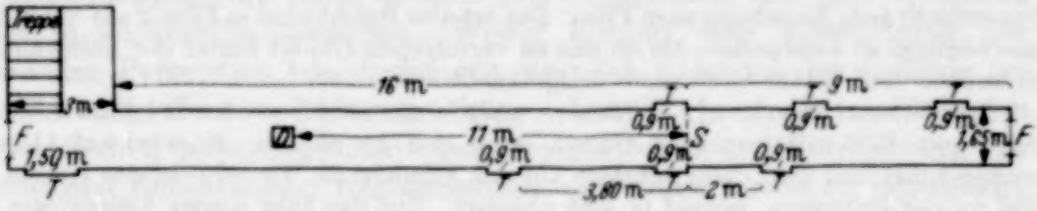


Abb. 2. Grundriß des Raumes, in dem Hunden Filme vorgeführt wurden. Erläuterungen im Text., *F* Fenster, *S* Bildschirm, *T* Tür

sollen ausführlich besprochen werden, weil schon daraus die Unterschiede der Verhaltensweise deutlich hervorgehen.

Schäferhund Astor (♂, 4 Jahre alt, abgerichtet, Zollhundeprüfung 2) wird zunächst Film 1 vorgeführt. Er wendet seinen Blick sofort mit aufgestellten Ohren zum Bild. Dann wird er in 11 m und weiter in 5 m Entfernung geführt. Er bleibt interessiert, aber ruhig. In etwa 2 m Entfernung blickt er nach links vom Bild weg und schnuppert. Erneut auf den Film hingewiesen, sieht er nur flüchtig hin und wendet seine Aufmerksamkeit wieder zur linken Seite. Schäferhunde in Bewegung sind dem Tier ein vertrauter Anblick.

Viel lebhafter nimmt das Tier an Film 2 teil, der einer geübten Dressursituation entspricht. Mit erhobenem Kopf, aufgestellten, nach vorn gerichteten Ohren und Blick zum Film wartet es in Erregung fiepend gehorsam auf einen Befehl. Das bleibt auch in 11 m Abstand. Zum Stellen der Person vorgeschickt, läuft der Hund bis ungefähr auf 2 m zum Bild und bellt dort. Das Verhalten unterscheidet sich von dem in solcher Lage üblichen durch eine gewisse Unsicherheit, die an der Art der Laute und an der Schrägstellung der Ohren zu erkennen ist. Auf weiteren Befehl greift er trotzdem an und versucht in die Leinwand zu beißen, läßt dann aber ab. Erneut vorgeschickt wendet er sich um und bellt drei bisher hinter ihm stehende Zuschauer an, offenbar weil er den Befehl nicht mehr auf das Filmgeschehen bezieht.

Bis auf eine Entfernung von etwa 2 m darf man aus dem Verhalten schließen, daß die Filme wie wirkliches Geschehen aufgefaßt wurden. Auf das Ausbleiben der für einen Hund so wichtigen Geruchswahrnehmung wird später eingegangen. Bei Film 1 wechselt das Verhalten eindeutig in 1,5—2 m Entfernung. Bei Film 2 verhält es sich scheinbar anders, doch war auch hier trotz Erregung in 2 m Abstand ein weiterer Angriff nur durch erneuten Befehl zu erreichen. Auch in diesem Fall kann demnach die Strecke von 2 m als Grenzentfernung für die volle Reaktionsbereitschaft gelten.

Schäferhund Flora (♀, 5½ Jahre, langhaarig, Zollhundeprüfung 2) spitzt ebenfalls bei Film 1 aus 16 m Entfernung die Ohren und blickt auf das Lichtbild, wendet aber den Kopf mehrfach kurz zurück zum Führer oder seitwärts. Dasselbe ist in 11 und 5 m Abstand vom Film festzustellen. 2 m davon entfernt wird der Film nicht mehr beachtet und ein Hinweis veranlaßt nur ein Suchen seitwärts außerhalb des Bildes.

Bei Film 2 ist das Tier in 16 m Entfernung aufmerksam mit dem Bild zugewendetem Blick, steil gestellten Ohren und straffer Körperhaltung. Aus 11 m Abstand wird es zur Verfolgung des fliehenden Helfers angesetzt und läuft vor bis auf etwa 2 m, wo es stockt und dann unter der Leinwand durchkriecht, nachdem es sich vorher kurz links seitwärts vom Bild abgewendet hat.

Flora zeigt sich wie Astor aus größerer Entfernung für das Filmgeschehen so interessiert, daß man nur folgern kann, das Bild habe für sie hinreichend genaue Informationen für das dargestellte Geschehen geliefert. Bei Entfernungen unter 2 m erlischt jede Beziehung zum Film. Der erteilte Befehl wird in Film 2 am Schluß anscheinend so verstanden, als ob das zu verfolgende Objekt hinter der Leinwand zu suchen und bisher noch nicht aufgetaucht sei.

Schäferhund Harras (♂, 14 Monate, nicht abgerichtet) wendet bei Film 1 den Blick zum Bild mit gespitzten Ohren, ohne sich zu nähern. Er wird auf 11 m herangeführt und geht dann langsam auf das Filmbild zu. Er beriecht das Hundebild an der Schnauze, worauf er sich abkehrt. Auf das Bild wieder hingewiesen, wendet er sich diesem noch einmal kurz zu und weicht dann seitwärts aus.

Film 2 bringt das unabgerichtete Tier nicht so in Eifer wie Astor und Flora, doch blickt es mit aufgestellten Ohren zur Leinwand. Es wird auf 11 m an das Bild geführt und bewegt sich dann langsam darauf zu. Die im Bild sichtbaren Lebewesen, Hund, Helfer und Hundeführer werden nacheinander berochen. Danach wendet sich das Tier endgültig ab.

Harras erkennt offenbar noch aus der Nähe die Gestalten des Films als solche und erst die Geruchsprüfung bringt die Beziehung zum Erlöschen.

Weiter wurden den deutschen Schäferhunden Amor (♂), Chery (♂), Carlo (♂), Donar (♂), Rolf (♂), und dem belgischen Bovie Breston (♂) die beiden Filme vorgeführt. Alle reagierten auf beide Filme, besonders lebhaft Breston auf Grund seiner rassebedingten Temperamentslage, aus Entfernungen von 16—3 m. Es war klar zu erkennen, daß sie die Bilder nicht nur perzipierten, sondern den Inhalt erkannten und wie natürliche Vorbilder behandelten. In Entfernungen von 2—1,5 m verloren alle das Interesse. Befehle, die sich auf das Bild bezogen, wurden damit nicht mehr in Zusammenhang gebracht. Eine Ausnahme machte hierbei Rolf. Nachdem er sich, nach vorhergehendem Angriff aus 11—3 m Entfernung, vom Film 2 in ungefähr 2 m Abstand schon uninteressiert abgewandt hatte, reagierte er auf neuen Befehl auch noch unmittelbar am Bildschirm und versuchte in das Bild zu beißen, bevor er sich endgültig abkehrte.

Aus den Beobachtungen ist zu entnehmen, daß Hunde unter günstigen Bedingungen in ungefähr lebensgroßen Filmbildern Hunde und Menschen erkennen und ihnen begegnen wie diesen selbst, wenn die Entfernung mehr als 2 m beträgt. Die weiteste Entfernung, aus der reagiert wird, ist in den Versuchen sicher nicht erreicht worden, doch

konnte ich feststellen, daß die Tiere bei Strecken von 11—3 m lebhafter waren als bei 16 m. Die für den Menschen unter den Vorführbedingungen für Filme gültige Verschmelzungsfrequenz von ungefähr 24 Bildern/sec ist offenbar auch für den Hund ausreichend, denn ohnedem sind so spezielle Reaktionen wie Angriff, Beißen und Riechen am Bild kaum verständlich.

3. Das räumliche Sehen des Hundes

Weshalb ließen sich die Tiere nur bis zu einer Entfernung von etwa 2 m vom Film beeinflussen? Es sind verschiedene Gesichtspunkte zu beachten. Das Verschwinden der Reaktionen kann mit dem Fehlen der entsprechenden akustischen, olfaktorischen und taktilen Reize zusammenhängen, die unter natürlichen Umständen mit den optischen Reizen zusammen auftreten. Weiter kommt eine Abweichung der visuellen Perzeption von derjenigen räumlich ausgedehnter Gebilde bei Darbietung flacher Bilder in Frage. Die Prüfung des zweiten, im wesentlichen physiologischen Gesichtspunktes ist zur Betrachtung der gesamten Reizsituation vorauszusetzen und daher zuerst zu behandeln.

Aus der Nähe sind die Proportionen des Bildes, die aus der Ferne perspektivisch richtig sind; ein wenig verändert. Dies könnte das im ganzen gleichmäßige Verschwinden der Beziehung zum Film bei 2 m Abstand veranlassen, wenn die Hunde die Proportionen sehr genau perzipierten und wahrnähmen. Bei der verhältnismäßig geringen Sehschärfe von etwa 3 Bogenminuten, die bei einem für die Art sehr gut sehenden Individuum festgestellt wurde, können auch in 2 m Entfernung Gegenstände nur etwa bis zu einer Genauigkeit von 2 mm (Auflösungsgrenze) erfaßt werden. Daß unter diesen Verhältnissen die erwähnten Proportionsänderungen ausschlaggebend sein könnten, ist unwahrscheinlich. Einigermaßen sicher läßt sich die Frage aus dem Verhalten einiger Hunde unmittelbar am Bildschirm beantworten. Astor und Rolf versuchten, das Bild des Helfers in Film 2 zu beißen, und Harras hat deutlich Hunde- und Menschenbilder berochen. Beides war nur möglich, wenn die Scheindrücke für die betreffenden Gestalten hinreichend kennzeichnend waren. In 2 m Abstand waren die Bilder jedoch viel genauer in den Proportionen, und doch verlor sich dort die Beziehung der anderen Hunde zum Bild.

Da bei 7 von 10 Hunden schon in dieser Entfernung das Verhalten eindeutig wechselte, glaube ich, einen anderen Faktor als wesentlich ansehen zu müssen. Das Bild muß dann für die Hundeaugen flach, unkörperlich erscheinen und kann daher nicht den gewöhnlichen Wahrnehmungen entsprechen. Daß diese Entfernung nur 2 m betragen soll, erscheint zweifelhaft, wenn man bedenkt, daß ein Mensch auf viel größere Strecken die Tiefenstaffelung von Körpern in Hunde- und Menschengröße erkennen kann. Experimentelle Untersuchungen auf

diesem Gebiet liegen über den Hund nicht vor. Beim Menschen, der zum Vergleich mitbetrachtet werden soll, ist der Zusammenhang zwischen der Sehschärfe, dem minimalen Winkel der optischen Auflösung, und der Grenze der Tiefenwahrnehmung kontrollierbar, da beide experimentell bestimmt wurden. Gegenstände, die von den Augen gleich weit entfernt gesehen werden, liegen im Horopterraum, der zur horizontalen Horopterfläche wird, wenn man vereinfachend die Vertikalausdehnung vernachlässigt. Theoretisch war für diese Fläche zuerst von JOH. MÜLLER eine einfache Kurve, der Horopterkreis, dessen Durchmesser die Akkommodationsentfernung ist, angegeben worden. Die Horopterflächen sind für kurze Entfernungen konkav wie der Kreis, aber flacher. Mit wachsender Entfernung werden sie noch flacher im Vergleich zu den zugehörigen Horopterkreisen und schließlich sogar konvex. Der Horopterkreis kann demnach nur als verhältnismäßig grobe Annäherung an die wirklichen Verhältnisse gelten, bietet aber die Möglichkeit, die Zusammenhänge zwischen der Sehschärfe und der Grenze der Tiefenwahrnehmung für einfache Sehdinge geometrisch zu berechnen.

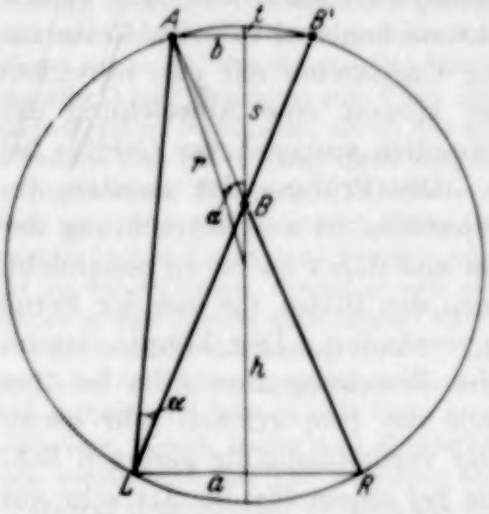


Abb. 3. Schema des Horopterkreises zur Berechnung des minimal wahrnehmbaren Tiefenabstandes. Erläuterungen im Text

Geht man von dem einfachen Fall der Wahrnehmung des Tiefenabstandes zweier horizontaler Gegenstandspunkte aus, so kann man es einrichten, daß mit einem Auge nur ein Punkt, mit dem anderen beide gesehen werden (Abb. 3). Die Punkte A und B' werden von beiden Augen unter dem minimalen Trennwinkel in Akkommodationsentfernung gesehen. Läßt man $B' \to B$ wandern, so ändert sich für das linke Auge bei vernachlässigbarer Größe der Punkte nichts, vom rechten Auge jedoch wird A nicht mehr wahrgenommen. Die Strahlen AL und AR führen zu korrespondierenden, die Strahlen BL und BR zu disparaten Netzhautpunkten. Da A und B vom linken Auge aus getrennt wahrgenommen werden, wird wegen der Disparation aber auch B vor A liegend gesehen; s ist also der minimale Tiefenabstand, der festgestellt werden kann. s läßt sich bei bekanntem r durch α berechnen und umgekehrt:

$$\sin\alpha = \frac{b}{r}, \quad h = \sqrt{r^2 - a^2}, \quad \frac{h + r - s - t}{a} = \frac{s}{b}$$

$$\sin\alpha = \frac{s \cdot a}{r \cdot (\sqrt{r^2 - a^2} + r - s - t)}$$

L Ort des linken Auges; *R* Ort des rechten Auges; *A* Punkt auf dem Horopterkreis in Akkommodationsentfernung; *B* Punkt innerhalb des Horopterkreises; α Sehwinkel für *A* und *B*; *s* Tiefenabstand von *A* und *B*.

Mit Hilfe dieser Formel läßt sich für den Menschen die aus der minimal wahrnehmbaren Tiefendistanz berechnete Sehschärfe mit den empirischen Werten vergleichen.

Tabelle 1. *Auflösungsvermögen und räumliche Tiefenwahrnehmung beim Menschen*

Akkommodationsentfernung	Eben wahrnehmbarer Tiefenabstand	Auflösungsvermögen	
		berechnet	experimentell bestimmt
20 cm	0,002 cm	6,8 sec	etwa 11 sec
50 cm	0,01 cm	5,3 sec	11 sec
1 m	0,04 cm	5,3 sec	11 sec
10 m	4,0 cm	5,3 sec	11 sec
100 m	3,5 m	4,8 sec	11 sec
1000 m	275 m	5,0 sec	11 sec

Aus der Tabelle 1 geht hervor, daß die berechneten Werte für das Auflösungsvermögen fast um die Hälfte kleiner sind als die experimentell bestimmten, was unter anderem auf die oben erwähnte Abweichung der wirklichen Horopterbedingungen von dem hypothetischen Horopterkreis zurückzuführen ist.

Nimmt man für den Hund ähnliche Beziehungen zwischen Tiefenwahrnehmung und Auflösungsvermögen an, so kann man aus der bekannten Sehschärfengrenze von etwa 3′ den eben noch feststellbaren Tiefenabstand für die verschiedenen Akkommodationsentfernungen berechnen. Man erhält, wenn man entsprechend den Befunden am Menschen den halben Winkel der Auflösungsgrenze (1,5′) einsetzt, folgende Werte (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Auflösungsvermögen und räumliche Tiefenwahrnehmung beim Hund*

Akkommodationsentfernung	Eben wahrnehmbarer Tiefenabstand	Auflösungsvermögen
m	cm	mm
2	2,9	1,8
3	6,4	2,6
5	17,5	4,4
10	68	8,8

Die Tabelle 2 dürfte zwar nicht genau, aber doch in der Größenordnung richtig, die Grenzen der Tiefenwahrnehmung eines Hundes mittlerer Größe wiedergeben. In 10 m Entfernung werden die Gestalten von Mensch und Hund in Einzelheiten nicht mehr genau wahrgenommen, müssen aber im ganzen deutlich erkennbar sein, was der alltäglichen Beobachtung entspricht. Der Unterschied zwischen naturgetreuen, naturgroßen Bildern und den Körpern von Mensch und Hund kann dagegen nicht mehr feststellbar sein. Auch bei Annäherung auf 5 m dürften die Verhältnisse noch ähnlich sein, da eine minimal wahrnehmbare Tiefendistanz von etwa 17,5 cm noch nicht ausreichend erscheint für einen plastischen Eindruck der betreffenden Körper. Besonders bei Film 2, dessen Inhalt die meisten Tiere stark fesselte, ist eine schnelle Erfassung der Bildhaftigkeit der Situation nicht zu erwarten. Selbst in 3 m Entfernung können die Unterschiede zwischen Bild und Körper nur wenig ausgeprägt sein, so daß nur selten die optische Abweichung

des Films von echtem Naturgeschehen für einen Hund bemerkbar werden kann. Bei Annäherung auf 2 m sind dagegen die Sehschärfe mit 1,8 mm und die Wahrnehmungsgrenze für Tiefenausdehnung mit 2,9 cm zu genau, als daß der Unterschied zwischen Bild und Körper von Mensch und Hund nicht deutlich perzipiert werden könnte. Sieben von zehn Hunden verlieren von dieser Entfernung ab in auffälliger Weise plötzlich die Beziehung zum Filmgeschehen. Man könnte dies ohne weitere Überlegung auf die Flachheit der Bilder zurückführen, wenn nur optische Reize zu berücksichtigen wären und nicht drei Hunde auch weiterhin noch kurz reagiert hätten. Es ist daher die Reizsituation im ganzen darauf zu prüfen, ob andere Faktoren eine Rolle spielen können.

Die Szenen der Filme würden im natürlichen, nicht nur bildhaften Ablauf einem Hund im allgemeinen auch akustische, olfaktorische und aus der Nähe taktile Reize bieten. Schallreize, wie Bellen und Rufe, sind in der Natur mit den gezeigten Szenen nicht immer verbunden, so daß ihr Fehlen für den Hund keinen entscheidenden Ausfall an Information bedeuten muß. Der Wechsel des Verhaltens in 2 m Abstand kann hiermit nicht zusammenhängen, da solche Laute aus viel größerer Entfernung wahrnehmbar sind und bei 2 m keine Änderung ihrer Eigentümlichkeit erfahren. Wichtig erscheint das Fehlen von Geruchsreizen. Es ist bekannt, wie sehr sich Hunde nach dem Geruch richten und ihm in Zweifelsfällen vor dem Sehen den Vorrang geben können. Putsch z. B. ließ sich durch stark proportionsentstellende Verkleidung seines Herrn im Erkennen nicht irre machen, wenn er auch etwas verwirrt war. Recht deutlich zeigte auch der junge Schäferhund Harras, daß erst nach Geruchsprüfung der Filmbilder sein Interesse erlosch. Aber erst unmittelbar am Bild fiel die Entscheidung, nicht wie bei den anderen Hunden in 1,5—2 m Entfernung. Auf diese Strecke kann ein Hund gegen den Wind mit Sicherheit wittern. Mit dem Wind zum Objekt der Aufmerksamkeit, bei Seitenwind und auch in stehender Luft, was insgesamt in der Natur häufiger als der ersterwähnte Fall vorkommt, gelingt das nur unter sonst günstigen Bedingungen, etwa bei sehr starkem Duft oder hinreichend langer Ausbreitungszeit für diesen in ruhender Luft. Da die Versuche im geschlossenen Raum mit stehender Luft stattfanden, kann auch der Mangel an Duft nicht die Verhaltensänderung in 2 m Abstand vom Filmbild bewirkt haben. Taktile Reize zeigten sich als bedeutungsvoll, denn die Schäferhunde Astor und Rolf verloren erst nach dem vergeblichen Versuch, das Bild des Menschen zu beißen, endgültig die Beziehung zum Film. Da die taktilen Reize in 2 m Abstand fehlen, kann der Verhaltensumschlag der meisten Hunde nicht mit solchen zusammenhängen.

4. Der Einfluß der Raumtiefewahrnehmung auf die Reaktionen des Hundes

So bleibt allein die Deutung übrig, daß die aus 2 m Entfernung für den Hund deutlich perzipierbare Flachheit des Filmbildes maßgeblich

für die Reaktionen ist. Scheinbar klafft hier jedoch ein Widerspruch zum Verhalten der drei Hunde, die auch noch weiter Beziehungen zum Bild zeigten. Unbestreitbar lösen die optischen Reize allein in 16—10 m Entfernung das beobachtete Verhalten aus. Da die Farbensensibilität des Hundeauges schwach entwickelt ist, bedeutet das Fehlen der Farben keinen wesentlichen Unterschied. Es ist nicht die vollständige Sinnesinformation erforderlich, sondern die optische Schwarzweiß-Komponente genügt. Unter anderen Umständen könnten z. B. auch akustische und olfaktorische Reize allein entsprechende Reaktionen veranlassen. Die Reize müssen in allen solchen Fällen eine besondere Beschaffenheit als Auslöser haben; in Film 2 spielt z. B. die Fluchtbewegung des Helfers eine wichtige Rolle. In der Nähe von 2 m tritt die Disparation der körperlichen Sehdinge bei den Bildern nicht hinzu. Dies ist anscheinend für die Hunde nicht gleichmäßig wichtig, wie auch beim Menschen. Er nimmt im Stereoskop solche Bilder als räumlich wahr, die der Erfahrung nach sinnvoll sind. Wenn aber, wie das durch entsprechende Mittel leicht möglich ist, die Perzeption der Erfahrung widerspricht, so wird das betreffende Gebilde nicht mehr räumlich gesehen. „In diesem Fall will uns der Verstand vor Wahnsinn bewahren, indem er behauptet, daß seine praktische Erfahrung richtiger wäre als die richtige Abbildung unserer Augen auf der Netzhaut. — Nicht das Auge also trügt — es ist keine optische Täuschung — sondern der Verstand verbietet die richtige Wahrnehmung, weil er es besser weiß!" (H. Köhnle 1960, S. 25). Die hier deutlich ausgesprochene Abhängigkeit der Wahrnehmung von der Erfahrung und damit von dem individuellen Lebensablauf darf man wohl auch beim Hund vermuten. Bei 7 von 10 Hunden war das Fehlen der Disparation in der für sie maßgeblichen Entfernung von 2 m entscheidend. Das Filmgeschehen wurde für sie sozusagen schattenhaft und entsprach nicht mehr der Erfahrung. Besonders bei dem jungen Harras war offenbar die zusätzliche Geruchsprüfung erforderlich, um festzustellen, daß keine wirklichen Menschen und Hunde auf der Leinwand auftraten. Bei Astor war deutlich zu bemerken, daß er erst dann zu beißen versuchte, als er nach erlahmtem Interesse einem weiteren Befehl folgte. Auch Rolf hatte sich schon vom Film ab zur Seite gewendet, bevor er noch einmal angriff. Demnach dürften Astor und Rolf im ganzen ähnlich reagiert haben wie die Mehrzahl der Hunde. Bei Harras war die optische Wahrnehmung allein offenbar nicht ausreichend, um die Beziehung zum Bild zu verändern. Nach Tinbergen reagiert der Bienenwolf *Philanthus triangulum* beim Beutefang ähnlich zuerst nur optisch, fehlt dann bei Annäherung an das Objekt der zugehörige Duftreiz, so wird die Handlung abgebrochen. Anscheinend spielte auch bei einigen Löwen in der Serengeti, denen Grzimek (1960) eine Zebraattrappe vorführte, das Fehlen der Witterung eine wichtige Rolle, als sie das anfänglich geweckte Interesse an dem Gebilde verloren.

Die Verhaltensweise der Hunde entspricht, wenn man von dem jungen, vielleicht noch nicht hinreichend erfahrenen Harras absieht, den Berechnungen über die Grenzen der Raumtiefewahrnehmung, wodurch diese bestätigt werden und zugleich gezeigt ist, daß die Disparation der Netzhautbilder beider Augen für das Sehen des Hundes große Bedeutung hat.

Mit diesen Folgerungen ist die oben mitgeteilte Beobachtung über das ausdauernde Verbellen eines Fuchsbildes scheinbar schwer vereinbar. Hier fehlen Bewegung, Raumtiefe, Laute, Duft und die passenden taktilen Reize. Man versteht dieses abweichende Verhalten, wenn man die Stärke der Triebe berücksichtigt. Schäferhunde haben im Durchschnitt einen mäßigen Jagdtrieb und ruhiges Temperament, was sie zu Gebrauchshunden der Polizei usw. besonders geeignet macht. Dackel sind leidenschaftliche Jäger. Bei gestautem Trieb genügt offenbar eine sehr einfache Auslösesituation für den Ablauf der Reaktion. Ähnlich ist folgendes zu beurteilen. HEGENDORF (1938) bot Jagdhunden, nachdem der Jagdtrieb durch vorhergehende Sucharbeit geweckt war, eine miauende Katzenattrappe, die nachhaltig verbellt und angegriffen wurde.

Vom Menschen her gesehen vermißt man bei den von mir untersuchten Hunden die Bereitschaft und die Fähigkeit zu einer Art Abstraktion, die wir selbstverständlich bei Filmdarbietungen vollziehen, indem wir bei vollem Bewußtsein der Bildhaftigkeit den Film als echtes Geschehen wahrnehmen und erleben. Bei dem erwähnten Dackel wäre vielleicht eine, wenn auch entfernt, ähnliche Einstellung zum Bild zu vermuten.

Zusammenfassung

1. Hunde reagieren auf Filme, in denen Menschen und Hunde in ungefähr natürlicher Größe auftreten, deutlich und meist lebhaft aus Entfernungen von 16 bis 2 m.

2. Ab 2 m Abstand zeigen Hunde nur noch ausnahmsweise Beziehungen zum Film und wenden sich bei Hinweis darauf meist Gegenständen der Umgebung zu. Spätestens nach Geruchsprüfung und taktiler Kontrolle verschwindet das Interesse am Film.

3. Aus den Daten über die Sehschärfe des Hundes wird die Genauigkeit der Raumtiefewahrnehmung ermittelt. Erst 1,5—2,5 m vor einem Bild ist diese so ausgeprägt, daß die Flachheit der ungefähr in Lebensgröße gezeigten Gestalten von Mensch und Hund deutlich wird.

4. In dem Ausbleiben der Raumtiefewahrnehmung bei Annäherung an Filmbilder wird die Ursache für das plötzliche Verlöschen der Beziehung zum Film gesehen.

Literatur

BODEN, R.: Über den Refraktionszustand des Hundeauges. Arch. vergl. Ophthal. 1, 195—241 (1910).

BUDDENBROCK, W. v.: Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1951.

Grzimek, B.: Begrüßung zweier Pferde. Das Erkennen von Phantomen und Bildern. Z. Tierpsychol. **5**, 465—480 (1943).
— Attrappenversuche mit Zebras und Löwen. Z. Tierpsychol. **17**, 351—357 (1960).
Hauck, E.: Das seelische Verhalten des Pferdes und des Hundes. Berlin 1928.
Hegendorf: Die optische und phonetische Täuschung im Arbeitsbild des Jagdgebrauchshundes. Z. Hundeforsch., N. F. **13**, 33—48 (1938).
Hess, C.: Gesichtssinn. In Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 4, S. 555—781. 1913.
Himstedt, F., u. W. Nagel: Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen- und Tieraugen. Festschr. d. Univ. Freiburg 1902, S. 257—274.
Johnson, M.: Congorilla. Leipzig 1933.
Kahmann, H.: Untersuchungen über die Linse, die Zonula ciliaris, Refraktion und Akkommodation von Säugetieren. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **48**, 509—588 (1930).
Kalbhenn, H.: Beobachtungen zur Frage des Wortverständnisses beim Hunde. Z. Tierpsychol. **8**, 144—146 (1951).
Köhnle, H.: Besonderheiten der Röntgenstereoskopie. Photographie u. Wissenschaft **9**, H. 2, 19—26 (1960).
Lubbok, J.: Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Internat. wiss. Bibliothek, Bd. 67. Leipzig 1889.
Nagel, W.: Der Farbensinn des Hundes. Zbl. Physiol. **21**, 205—206 (1907).
Pirenne, M. H.: Vision and the eye. London: Pilot Press 1948.
Rochon-Duvigneaud, A.: Les yeux et la vision des vertébrés. Paris: Masson & Cie. 1943.
Roth, U.: Hund und Attrappe. Z. Tierpsychol. **8**, 140—143 (1951).
Samoiloff, A., u. A. Pheophilaktova: Über die Farbenwahrnehmung beim Hunde. Zbl. Physiol. **21**, 133—139 (1907).
Schäfer, G.: Vergleichend physiologische Untersuchungen über die Sehschärfe. Pflügers Arch. ges. Physiol. **119**, 571—579 (1907).
Schultze, M.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. mikr. Anat. **2**, 175 (1866).
Slonaker, J. R.: A comparative study of the area of acute vision in vertebrates. J. Morph. **13**, 445—496 (1897).
Smith, E. M.: Some observations concerning colour vision in dogs. Brit. J. Psychol. **5** (1913).
Tansley, K.: Physiological mechanisms in animal behaviour. Vision. Symp. Soc. exp. Biol. **4** (1950).
Thieulin, G.: Recherches sur le globe oculaire et sur la vision du chien et du chat. Thèse Paris, 1927.
Tinbergen, N.: Über die Orientierung des Bienenwolfes. II. Die Bienenjagd. Z. vergl. Physiol. **21**, 699—716 (1935).
Tschermak, A. v.: Studien über das Binokularsehen der Wirbeltiere. Pflügers Arch. ges. Physiol. **91**, 1—20 (1902).
— Optischer Raumsinn. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII/2, II, S. 834—1094. Berlin: Springer 1931.
Zürn, J.: Vergleichend histologische Untersuchungen über die Retina und die Area centralis retinae der Haussäugetiere. Arch. Anat. u. Physiol. Suppl. S. 99 (1902).

Prof. Dr. W. Neuhaus,
Erlangen, Zoologisches Institut der Universität

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 626—655 (1961)

Aus dem I. Zoologischen Institut der Georg-August-Universität Göttingen

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE OPTISCHE KOMPONENTE DER GLEICHGEWICHTSHALTUNG BEI FISCHEN

Von

HERMANN BOGENSCHÜTZ

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. April 1961)

Einleitung

Die Gleichgewichtslage vieler Knochenfische wird vom mechanischen Schwerefeld und von der Lichteinfallsrichtung bestimmt (v. HOLST 1935); bei Belichtung von der Seite nimmt der Fisch eine Schräglage ein, an der stets optische und statische Drehtendenzen beteiligt sind. Nach den grundlegenden Ergebnissen v. HOLSTs (1950) über die Arbeitsweise des Statolithenapparates gilt dabei für die statische Drehtendenz:

$$D_{st} = cF \sin \alpha,$$

dabei bedeuten: c eine Proportionalitätskonstante, F die Erdschwere, α der Winkel zwischen Fischhochachse und Schwerelot (Schräglage oder Neigung des Fisches).

Für die optische Drehtendenz gilt die Beziehung:

$$-D_{opt} = f(L) \sin \beta,$$

$f(L)$ bezeichnet die Abhängigkeit der optischen Drehtendenz von der Lichtintensität, β den Winkel zwischen Fischhochachse und Lichtlot (Lichteinfallswinkel).

In der „reflexlosen" Schräglage herrscht ein zentrales Gleichgewicht zwischen optischen und statischen Drehtendenzen: $D_{st} + D_{opt} = 0$. Die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung wird auch vom Adaptationszustand des Auges und von den Sehweisen des Tages- und des Dämmerungssehens beeinflußt (BRAEMER 1957). Die zentrale Reizbewertung hängt außerdem von inneren verhaltensbestimmenden Faktoren ab (v. HOLST 1949).

Während die Arbeitsweise des statischen Apparates der Fische aufgeklärt ist (v. HOLST 1950, L. SCHOEN 1957), bietet die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung noch manche offene Fragen. BRAEMERs (1957) Befunde deuten darauf hin, daß die optische Drehtendenz auch von der Ausstattung der Netzhaut mit Stäbchen und Zapfen beeinflußt wird: Im Dämmerungssehen bewerteten die Fische Licht,

das von unten her in das Auge einfiel, stärker als Licht, das die Retinamitte traf. In der dorsalen Retinahälfte stehen nach WUNDER (1926) die Stäbchen dichter als in der Mitte.

Die vorliegende Arbeit geht von der Frage aus, welche Beziehungen zwischen dem Mosaik der Sehzellen und den optischen Drehtendenzen im Tagessehen bei gleichbleibender Intensität des Seitenlichtes bestehen. Bei Fischen, deren Zapfenraster in der ventralen und dorsalen Hälfte der Retina Unterschiede aufweist, könnten Abweichungen vom normalen Verlauf der Schräglagekurve mit dem Maximum der Lichtwirkung bei $\beta = 90^0$ auftreten, sofern die Stärke der optischen Drehtendenz auch von der Dichte des Sehzellrasters abhängt. Eine Antwort auf diese Frage war von vergleichenden histologischen und verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Fischen mit verschieden gebauten Netzhäuten zu erwarten[1].

Material und Methoden

Ich untersuchte den Bau der Retina und das Verhalten im seitlich einfallenden Licht bei neun Arten aus den Familien der Salmler (Characidae: *Gymnocorymbus ternetzi* BOULENGER, schwarzer Tetra), Buntbarsche (Cichlidae: *Pterophyllum scalare* CUVIER et VALENCIENNES, Segelflosser oder Skalar; *Apistogramma ramirezi* MYERS et HARRY, Schmetterlingsbuntbarsch), Zahnkarpfen (Cyprinodontidae: *Lebistes reticulatus* PETERS, Guppy; *Platypoecilus variatus* MEEK, Platy; *Xiphophorus helleri* HECKEL, Schwertträger; *Aplocheilus lineatus* CUVIER et VALENCIENNES, Streifenhechtling), Karpfenartigen (Cyprinidae: *Tanichthys albonubes* LIN-SHU-YEN, Kardinal) und Schwielenwelse (Callichthyidae: *Corydoras schultzei* HOLLY, Goldstreifen-Panzerwels). Die Guppys stammten aus Zuchten des Zoologischen Instituts Göttingen, die Schmetterlingsbuntbarsche verdanke ich Herrn Dr. KUENZER, Göttingen, alle anderen Arten bezog ich von der Zierfischzüchterei Südharzer Tropicarium, Bad Lauterberg.

Zur histologischen Untersuchung narkotisierte ich die Fische in Äthylurethan. Vorher wurden sie mindestens $^1/_2$ Std lang an eine Beleuchtungsinstensität von ungefähr 500 Lux adaptiert. Die Köpfe fixierte ich in Formol-Alkohol (2 Teile 80% Alkohol — 1 Teil 40% Formol). Die Bulbi präparierte ich nach Alkohol- und Methylbenzoatbehandlung in Benzol heraus, da sie sich sonst vorher leicht deformieren, und bettete sie in Paraffin ein. Unter dem Binokular ließen sich die Augen leicht orientieren, da die dorsale Augenhälfte stets pigmentiert, die ventrale dagegen silberglänzend ist. Die Serien von Dorso-ventral-Schnitten von 5 μ Dicke in Richtung der optischen Achse wurden mit Azan nach HEIDENHAIN gefärbt.

Die Anzahl der Retinazellen bestimmte ich bei 720- oder 1800facher Vergrößerung auf Schnitten durch die Retinamitte in 128,6 μ bzw. 90 μ langen Abschnitten vom ventralen bis zum dorsalen Rand; angeschnittene Kerne wurden nicht mitgezählt. Die Längen der Abschnitte ergaben sich zufällig aus der Einteilung der Okularnetzmikrometer. Aus diesen Abschnitten und aus der Gesamtdicke von 10 Schnitten = 50 μ errechnet sich die Flächeneinheit für die Bestimmung der Sehzelldichten in den einzelnen Retinaregionen zu 0,00643 mm^2 bzw. 0,0045 mm^2. Die Multiplikation ist zulässig, da alle Kerne unter 5 μ messen.

[1] Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. BIRUKOW, danke ich für die Überlassung des Themas und stete Förderung.

Die Schräglagen der Fische bestimmte ich mit einer Anordnung (Abb. 1), deren Prinzip v. HOLST (1949) entlehnt ist: Durch einen Wasserstrom wird der Fisch gezwungen, stets in einer Richtung zu schwimmen. So kann er leicht aus beliebigen

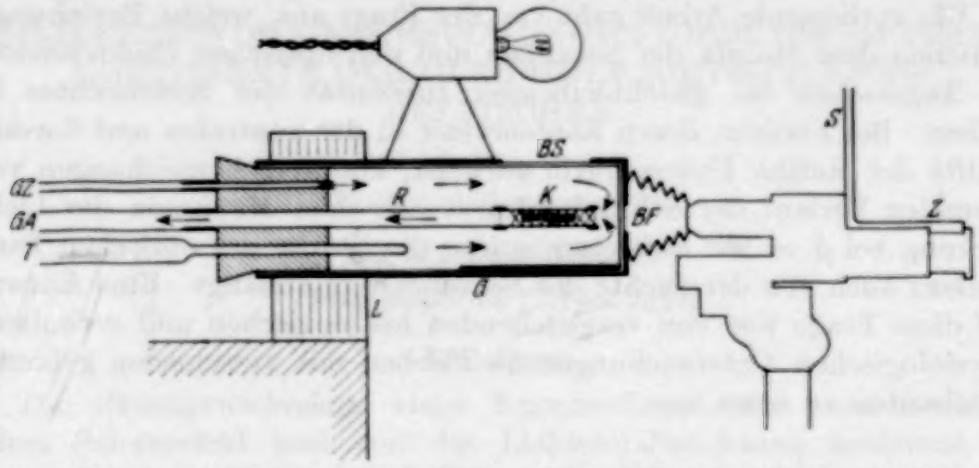


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Drehtendenzvergleichsmessung. Erklärung im Text

Winkeln senkrecht zu seiner Längsachse beleuchtet und gut von vorn beobachtet werden. Ein außen schwarz lackierter und innen mit schwarzem Samt ausgeschlagener Glaszylinder G (30 cm lang, 6 cm Durchmesser) trägt einen 1 cm = 20 ° breiten Beleuchtungsspalt BS und das Beobachtungsfenster BF. Der Spalt wird mit einer auf dem Zylinder fest montierten Mikroskopierlampe (5 V, 6 A) beleuchtet, die am Ort des Versuchstieres eine Beleuchtungsintensität von ungefähr 600 Lux liefert. Der Zylinder kann mit einem Gummipfropfen verschlossen werden, durch den die Zulaufröhre GZ, das Thermometer T und genau in der Mitte eine 1 cm starke Glasröhre in den Zylinder ragen. Auf diese wird der Käfig K mit dem Fisch gesteckt; er besteht aus einer 5 cm langen, mit feinem schwarzem Haarnetz bespannten Glasröhre, die beidseitig mit einem Perlonnetz verschließbar ist. Das freie äußere Ende der Röhre ist durch einen Gummischlauch GA mit einem Sammelbecken verbunden, die Zulaufröhre durch den Schlauch GZ mit dem Vorratsbehälter für Aquariumwasser. Die ganze Apparatur kann im Lager L um ihre Längsachse gedreht werden. Der Zylinder, die Röhre und die Schläuche sind mit Wasser gefüllt. Durch den Niveauunterschied zwischen Vorratsbehälter und Glaszylinder bzw. zwischen Glaszylinder und Sammelbecken entsteht in der Röhre R ein wirbelfreier Wasser-

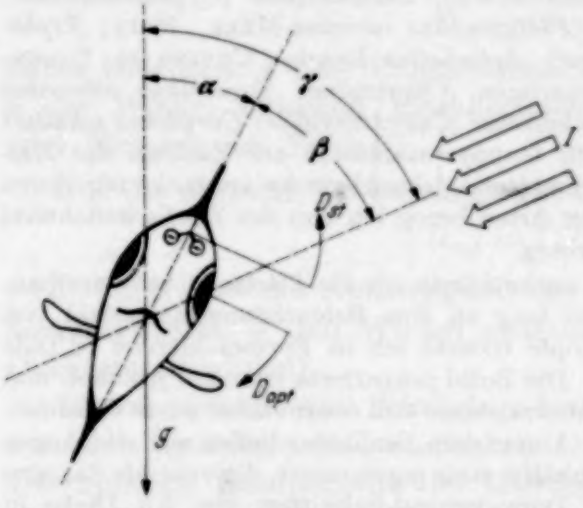


Abb. 2. Skizze zur Erklärung der verwendeten Begriffe und Winkelbezeichnungen. g Schwerelot (Schwerefeld der Erde), I Lichtlot der Intensität I, D_{st} statisch ausgelöste Drehtendenz, D_{opt} optisch ausgelöste Drehtendenz, α Winkel zwischen Schwerelot und Fischhochachse (Schräglage oder Neigung des Fisches), β Winkel zwischen Fischhochachse und Lichtlot (Lichteinfallswinkel), γ Winkel zwischen Schwerelot und Lichtlot

strom. Mit einer Schlauchklemme kann die Strömungsgeschwindigkeit reguliert werden. Sie schwankte zwischen 0,75 und 1,5 cm/sec je nach Fischart und -größe. Der Wasserstand im Vorratsbecken blieb während eines Versuches mehr oder weniger konstant. Die Wassersäule über dem Fisch maß 12 cm und schwankte maximal um $\pm$ 3 cm. Die Temperatur des Wassers stieg während einer Messung infolge der Wärmestrahlung der Glühbirne um höchstens 2° C an. Die Temperatur im Vorratsbehälter war die gleiche wie in den Aquarien.

Ich beobachtete den Fisch durch den Tubus eines Binokulars, der mit dem Zylinder durch einen Gummibalg lose verbunden war. Das drehbare Okular besaß ein Fadenkreuz, das ich mit der Fischhochachse zur Deckung brachte. Über den Zeiger Z las ich auf der Skala S die Neigung des Fisches ab, begann die Messungen mit Licht von oben ($\gamma = 0°$) und drehte nach 5 min, in denen im Durchschnitt 10 Meßwerte ermittelt wurden, die Apparatur um 20° weiter, bis das Licht von unten einfiel ($\gamma = 180°$). Aus den Meßwerten bestimmte ich für jede Einstellung den Mittelwert des Neigungswinkels α. Über die verwendeten Begriffe und Winkelbezeichnungen unterrichtet Abb. 2. Änderungen des hydrostatischen Druckes und der Strömungsgeschwindigkeit hatten in den angegebenen Grenzen keinen Einfluß auf die Schräglage.

Befunde

1. Netzhautstruktur und Verhalten im seitlich einfallenden Licht

Für die Gleichgewichtslage um die Längsachse der Fische gilt im Seitenlicht die Beziehung $D_{st} = -D_{opt}$; da $D_{st} = F \sin \alpha$ und $D_{opt} = f(I) \sin \beta$ sind und F und I konstant gehalten werden können, gilt $\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = const. = W$. W ist die optisch-statische Verhältniszahl; sie drückt die Tendenz des Fisches aus, entweder mehr dem Licht oder der Schwerkraft zu folgen. Je nach „Stimmung" kann W auch bei ein und demselben Versuchstier mehr oder weniger schwanken (v. Holst 1949).

Braemer (1957) bestätigte die theoretisch abgeleitete Beziehung $\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = W$ bei drei Fischarten (*Pterophyllum scalare*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Platypoecilus variatus*) für Winkel α bzw. β von 0° bis 180°. Trägt man die Neigungswinkel α gegen die Lichteinfallswinkel β auf (Schräglagekurven), so unterscheiden sich die experimentell gefundenen Kurven kaum von den errechneten. Sie sind sinusförmig: Für $W < 1$ liegt das Maximum der Schräglage bei $\beta = 90°$. Die Schräglagekurven veranschaulichen unmittelbar die Abhängigkeit der optischen Drehtendenz vom Lichteinfallswinkel β. Sie ist für jeden Winkel β ebenso groß wie die aufrichtende statische Drehtendenz, die bei der Neigung des Fisches um den Winkel α entsteht (vgl. Abb. 2). Eine gesetzmäßige Abweichung ergab sich jedoch bei *Gymnocorymbus* nach dem Übergang zum Dämmerungssehen: Das Maximum der Schräglage lag jetzt nicht mehr bei $\beta = 90°$, sondern bei etwas größeren Lichteinfallswinkeln. Braemer führte dies darauf zurück, daß die Stäbchen in der dorsalen Retina dichter als in der ventralen stehen (Wunder 1926).

Daß D_{opt} auch vom Mosaik der Zapfen abhängen kann, zeigten die Befunde von THIBAULT (1949): Im farbigen und weißen Licht lösten Lichteinfallswinkel von ungefähr 75° beim Karpfen die stärksten Neigungen aus, Licht von oben ($\beta \approx 55°$) war deutlich wirksamer als Licht von unten ($\beta \approx 135°$). Ein Vergleich mit histologischen Ergebnissen VILTERS (1949) am gleichen Tier ergab eine gute Übereinstimmung zwischen den Schräglagekurven und der Zapfenverteilung.

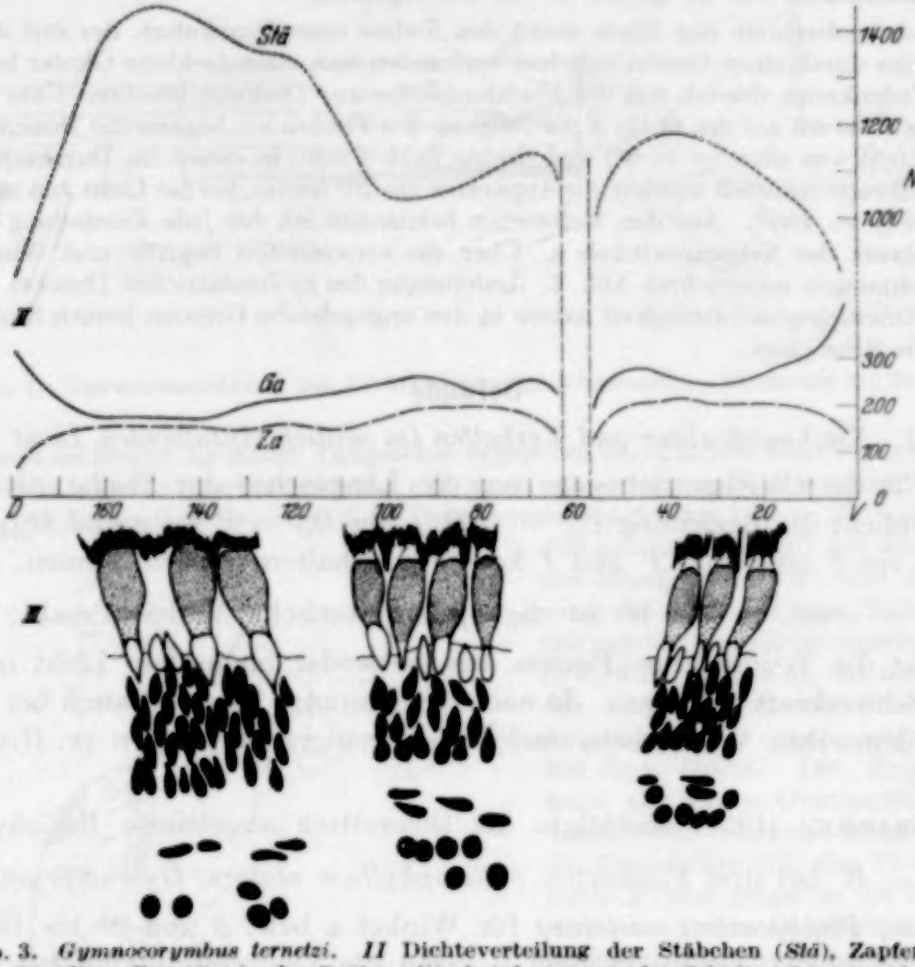


Abb. 3. *Gymnocorymbus ternetzi*. *II* Dichteverteilung der Stäbchen (*Stä*), Zapfen (*Za*) und Ganglienzellen (*Ga*) in der Retinamitte bei dorsoventraler Schnittrichtung. Abszisse: Abstand von ventral $V = 0°$ bis dorsal $D = 180°$. Ordinate (N): Elemente pro Flächeneinheit (0,0045 mm²). Senkrecht gestrichelte Linien: Bereich der Durchtrittsstelle des Nervus opticus. *III* Von links nach rechts: Schematische Schnittbilder aus der Mitte des dorsalen, mittleren und ventralen Retinadrittels. Innere Körner (Bipolare und Horizontale) und Stäbchenkerne schwarz, Zapfenkerne weiß, Zapfenellipsoide punktiert. Die Dichte der Punktierung gibt die relative Färbbarkeit mit Azan an

a) Gymnocorymbus ternetzi. *Netzhautbild.* Abb. 3, III zeigt schematische Schnittbilder von links nach rechts aus dem dorsalen, dem mittleren und dem ventralen Retinadrittel. Die Zapfen sind in den drei Bereichen gleichgestaltet. Ihre Kerne sind im Vergleich zu den kompakt blau gefärbten Stäbchenkernen groß und weniger intensiv gefärbt, sie durchstoßen die äußere Grenzmembran zur Hälfte; mit einem dicken Myoid sitzen ihnen intensiv rot gefärbte Ellipsoide auf. Die Außen-

glieder der Zapfen sind ebenso wie die Stäbchen ganz von Pigmentkörnern umhüllt.

Die Dichte der Retinazellen auf einem 50 μ breiten Meridianstreifen durch die Retinamitte von dorsal nach ventral ist auf Abb. 3, II für eine Flächeneinheit von 0,0045 mm² dargestellt. Unter der Annahme, daß die optische Achse auf der Medianebene des Fisches senkrecht steht und die Retina, abgesehen von einem Randstreifen, in dem die Retinazellen noch nicht eindeutig differenziert sind, eine Halbkugelschale bildet, reicht der Streifen von ventral (V) = 0° bis dorsal (D) = 180°.

Die Dichte der Zapfen und Ganglienzellen bleibt im gesamten Bereich nahezu konstant (Abb. 3, II). Lediglich zur dorsalen und ventralen Randzone hin erhöht sich die Anzahl der Ganglienzellen, während die der Zapfen abfällt. Die Stäbchen stehen viel dichter als die Zapfen; im dorsalen Netzhautdrittel sind sie außerdem zahlreicher als im mittleren und ventralen. Über die Dichteverteilung der inneren Körner in der Netzhaut aller untersuchten Arten unterrichtet Tabelle 12 auf S. 647. Bei *Gymnocorymbus ternetzi* stehen die inneren Körner im ventralen Bereich besonders dicht. Oberhalb der Sehnervdurchtrittsstelle verringert sich die Dichte pro Flächeneinheit allmählich zum dorsalen Rand.

Verhalten im Seitenlicht. Man kann vereinfachend annehmen, daß ein Lichtstrahl, der von oben in das Auge einfällt (β = 0°), bei 0° auf dem ausgezählten Streifen abgebildet wird, ein solcher von unten (β = 180°) bei 180°. Dann lassen sich Schräglagekurven und Dichteverteilungskurven der Sehzellen unmittelbar miteinander vergleichen.

So steigt in Abb. 3, II die Kurve der Stäbchendichte beim Tetra tatsächlich dort an, wo die Schräglagekurven nach Braemer (1957, Abb. 7) im Dämmerungssehen erhöhte optische Drehtendenzen erkennen lassen. Der gleichmäßigen Zapfenverteilung aber entspricht ein sinusförmiger Verlauf der Schräglagekurven im Tagessehen mit dem Maximum bei β = 90°.

b) Lebistes reticulatus. *Netzhautbild.* Der Guppy besitzt eine doppelte Area (Vilter 1948, Müller 1952) und eignet sich daher besonders gut zur Beantwortung der Frage, ob auch das Zapfenmosaik das Verhalten im Schräglageversuch beeinflußt. Wie Abb. 4, II (nach Müller 1952) zeigt, stehen die Ganglienzellkerne und die Zapfen in der Netzhautmitte und in der ventralen Retinahälfte (40°) nahe der Durchtrittsstelle des Sehnerven am dichtesten.

Verhalten. In Abb. 4, I a und Abb. 4, I b sind die Ergebnisse von 13 der insgesamt 23 Schräglagemessungen an ausgewachsenen, 16 bis 22 mm langen Guppymännchen dargestellt.

Das Maximum der Schräglage liegt nicht bei β = 90°; vielmehr bewerten Guppys Licht, das in die ventrale oder in die dorsale Retina einfällt, höher als ein gleich helles, das die Netzhautmitte trifft. In

Tabelle 1 sind für jeden untersuchten Fisch die zu den Extremwerten der Schräglagewinkel α gehörenden Lichteinfallswinkel β zusammen-

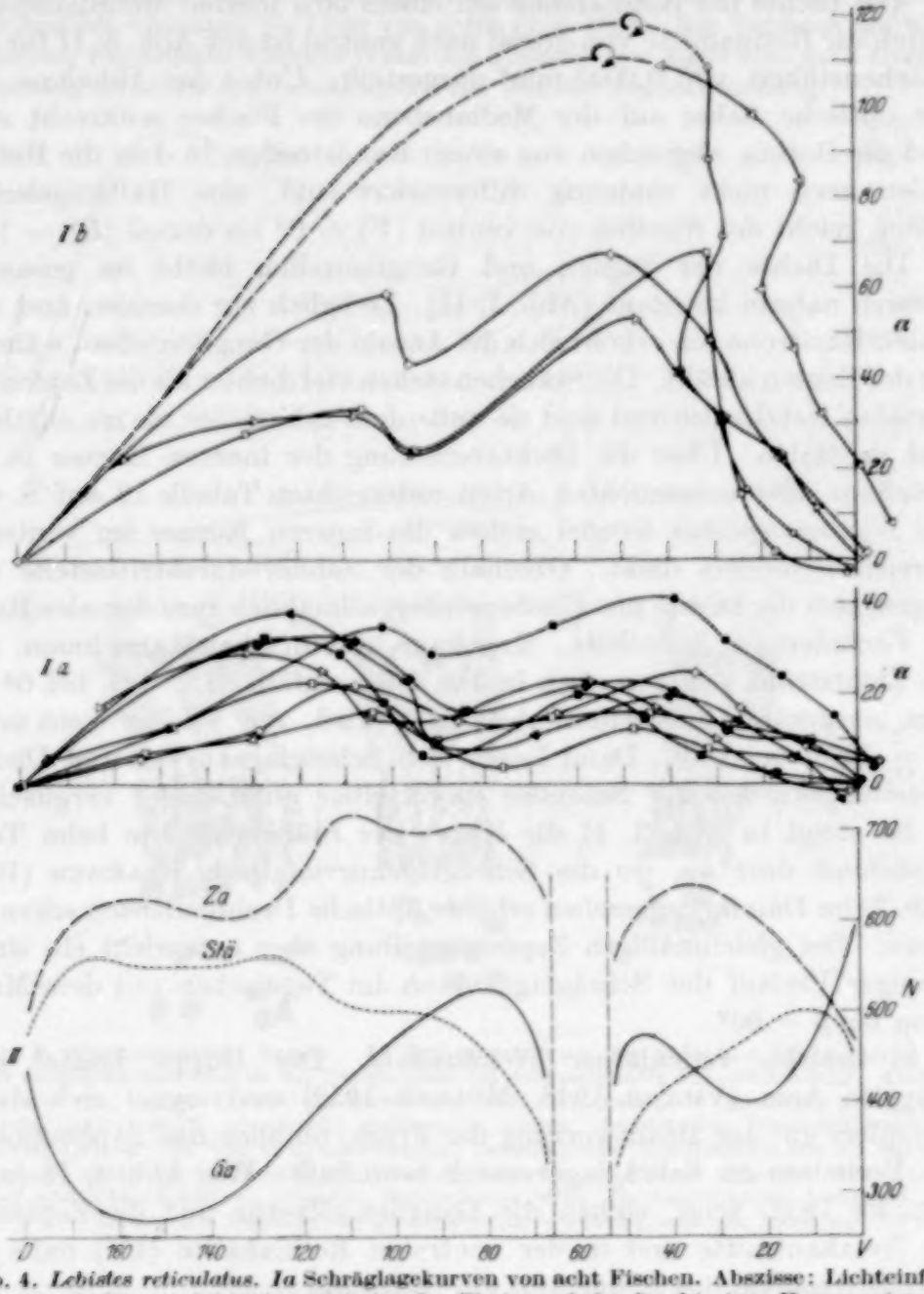


Abb. 4. *Lebistes reticulatus*. *Ia* Schräglagekurven von acht Fischen. Abszisse: Lichteinfallswinkel β, Ordinate: Schräglagewinkel α des Fisches. Jeder Punkt einer Kurve entspricht dem Mittelwert aus zehn Ablesungen. *Ib* Schräglagekurven von fünf Fischen mit zunächst sehr starker Lichtbewertung. ↺: Die Tiere drehen sich über den Rücken in die Normallage zurück. II Dichteverteilung der Retinazellen nach MÜLLER 1952. Flächeneinheit 0,007 mm²

gestellt. Unterschieden sich zwei benachbarte Neigungswinkel α an den Stellen höchster oder niedrigster Lichtbewertung um weniger als 1°, so vereinigte ich die beiden zugehörigen Winkel β zu einem Mittelwert.

Tabelle 1 belegt, daß das Maximum der Schräglage im Mittel aller Versuchstiere bei $\beta = 49^0$ und $\beta = 111^0$ liegt, das Minimum bei $\beta = 87^0$. Auch die Schräglagekurven Abb. 4, Ia weisen durchweg zwei Gipfel und ein Tal in den gleichen Bereichen auf. Die meisten Fische orientierten sich in diesen Versuchen bevorzugt statisch. Nur bei fünf der 23 Messungen neigten sich die Guppys zunächst mehr dem Licht zu (Abb. 4, Ib). Doch auch sie schwammen bei Unterlicht wieder mit dem Rücken nach oben. Die beiden Fische, die sich am stärksten optisch orientierten (A 12a und A 14, Tabelle 1 und ♀ in Abb. 4, Ib), drehten über die Rückenlage in die normale Lage zurück.

Tabelle 1. *Lebistes reticulatus* (*Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β*)

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
Gö61	56,9	90,8	111,4
Gö81a	58,4	83,8	118,8
Gö81c	47,7	76,0	129,1
Gö86a	60,0	94,2	127,6
Gö86c	35,5	75,2	97,8
Gö96	34,8	94,1	120,4
A1	57,5	79,7	102,7
A4	38,9	91,7	105,1
A13	46,7	95,3	107,5
A12a	—	—	—
A12b	52,2	96,6	100,6
A14	—	—	—
A48	52,9	79,4	119,7
A52	32,0	94,9	106,0
B6a	50,0	73,2	112,0
B6b	55,0	83,0	115,5
B7a	62,4	87,0	133,8
B7b	48,1	81,5	121,0
B13	50,9	85,6	106,7
B14	54,4	90,5	104,0
B15	32,6	85,7	94,6
B25	57,0	94,5	131,8
B26	40,4	91,0	122,0
M	48,8	86,7	111,2

Vergleicht man die Zapfendichte (Abb. 4, II) mit dem Verlauf der Schräglagekurven (Abb. 4, Ia und Ib), so zeigt sich, daß beide Maxima in der ventralen Augenhälfte recht gut übereinstimmen: Das Dichtemaximum der Zapfen liegt hier bei 40°, der Mittelwert des ersten Maximums der Schräglage bei 49°. Das zweite Maximum im dorsalen Bereich paßt dagegen zum Verlauf der Zapfenkurve nicht so gut: Die Zapfendichte ist zwischen 70 und 110° sehr hoch und verändert sich in diesem Bereich nur geringfügig. Das absolute Maximum der Zapfendichte liegt zwar bei 110° und stimmt an dieser Stelle mit dem zweiten Schräglagemaximum gut überein, doch nimmt die Schräglage zu ihrem Minimum bei 90° weit stärker ab, als sich die Zapfendichte in diesem Bereich verringert.

Den Ergebnissen an Tetra und Guppy zufolge scheint also die Größe der optischen Drehtendenz auch von der Ausstattung der Netzhaut mit Stäbchen und Zapfen bestimmt zu sein; im Tagessehen scheint die Zapfendichte den Verlauf der Schräglagekurven zu modifizieren (vgl. auch Braemer 1957). Diese Annahme prüfte ich in weiteren vergleichenden Untersuchungen.

2. Vergleich von Netzhautstruktur und Schräglageverhalten bei sieben Knochenfischarten

Nach der Augengröße beurteilt (Abb. 5) dürften sechs der untersuchten Arten gut sehen; lediglich *Corydoras* hat kleine, schlecht entwickelte Augen (vgl. WUNDER 1926).

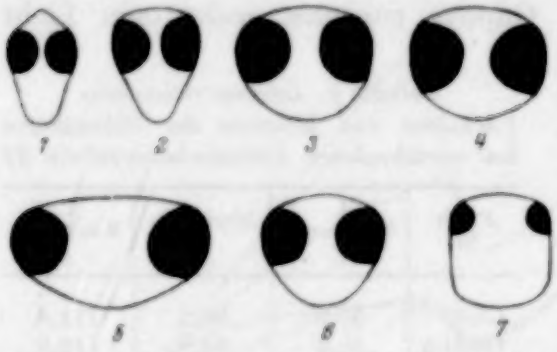


Abb. 5. Relative Augengröße der sieben untersuchten Fischarten. *1 Pterophyllum scalare, 2 Apistogramma ramirezi, 3 Platypoecilus variatus, 4 Xiphophorus helleri, 5 Aplocheilus lineatus, 6 Tanichthys albonubes, 7 Corydoras schultzei*

a) Pterophyllum scalare. *Netzhautbild.* Zur histologischen Untersuchung verwendete ich die Augen eines 16 cm langen Tieres. Ihr Durchmesser betrug 3,2 mm. Die Zapfen sind wie beim Tetra nahezu gleichmäßig verteilt (Abb. 6, II). Lediglich zum dorsalen und ventralen Rand hin stehen sie etwas dichter. Hier erhöht sich auch die Dichte der Ganglienzellen, ebenso in der Retinamitte. In der ventralen Hälfte wird der Anstieg durch die Sehnerveintrittsstelle unterbrochen. Ähnlich verteilen sich auch die inneren Körner (Tabelle 12). Die Stäbchen stehen oberhalb des blinden Flecks besonders dicht. In der dorsalen und ventralen Randzone steigt die Dichte der inneren Körner und Ganglienzellen an, die der Sehzellen fällt ab. Die Zapfen haben überall die gleiche Gestalt (Abb. 6, III); wie Flachschnitte zeigen, sind es Zwillingszapfen, deren Ellipsoide bis zum dichten Pigment reichen. Die Zapfen im dorsalen Augendrittel sind etwas länger als im ventralen (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Pterophyllum scalare. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	12	4,5	11	5	14,5	5
Zapfenkerne	3,5	3	3,5	2,5	5	3
Stäbchenkerne	4,5	2,5	3	2,5	5	2

Verhalten. Segelflosser wurden schon von BRAEMER (1957) bei Lichteinfall von 0 bis 180° untersucht. Um sicherzustellen, daß die Abweichungen vom theoretischen Verlauf der Schräglagekurven, die sich bei *Lebistes* zeigten, nicht auf Fehlern in der Versuchsanordnung beruhten, ermittelte ich die Schräglagekurven von vier 12 mm langen Skalaren (Abb. 6, I).

Abgesehen vom etwas flacheren Anstieg zum Maximum der Lichtbewertung (Mittelwert $\beta = 94^0$), verlaufen sie ebenso wie in BRAEMERS (1957, Abb. 4) Befunden. Dem Schräglagemaximum bei $\beta = 90^0$ entspricht also bei *Pterophyllum* ebenso wie bei *Gymnocorymbus* eine von dorsal nach ventral nahezu gleichbleibende Dichte der Zapfen. Die etwas geringere Lichtbewertung im ventralen Bereich (Abb. 6, I) ist

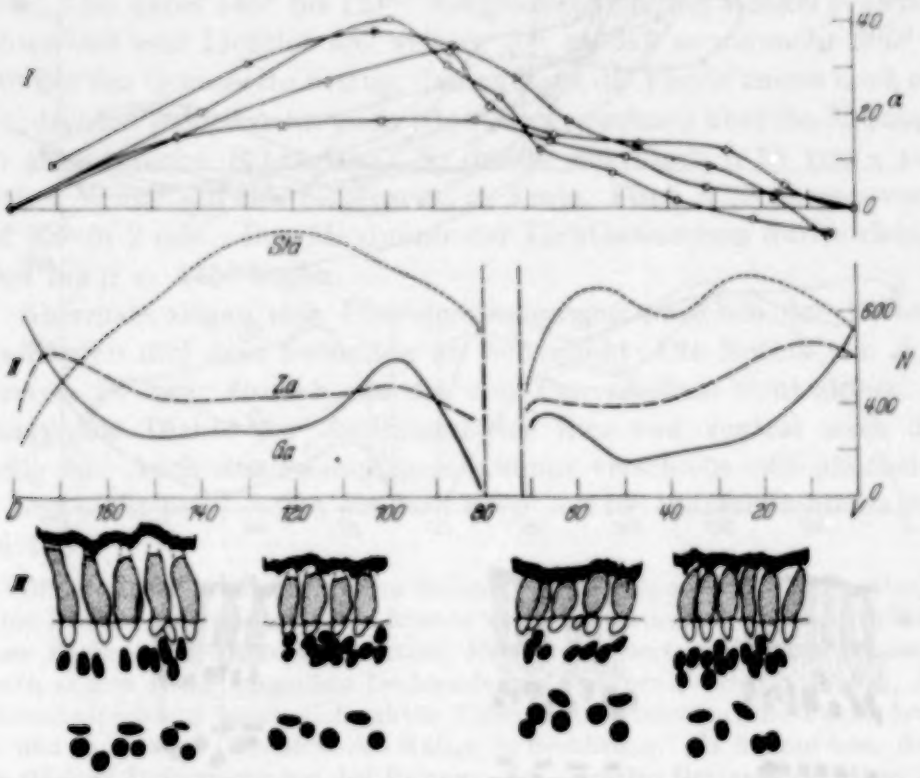


Abb. 6. *Pterophyllum scalare*. *I* Schräglagekurven von vier Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit: 0,00643 mm². *III* Schematische Schnittbilder aus der Retina. Die Zapfenreihen stehen auf der Zeichenebene senkrecht. Dadurch ist immer nur ein Partner des Zwillingspaares getroffen. Die beiden schematischen Schnittbilder aus dem ventralen Drittel stammen aus Bereichen um 30° bzw. 60°

wahrscheinlich auf den blinden Fleck zurückzuführen; in BRAEMERS (1957) Versuchen mag sein Einfluß verborgen geblieben sein, da der Beleuchtungsspalt seiner Versuchsanordnung bedeutend breiter als in meinen Versuchen war.

b) Apistogramma ramirezi. *Apistogramma* gehört ebenso wie *Pterophyllum* zu den Cichliden. Während jedoch die Segelflosser das freie Wasser bevorzugen, hält sich *Apistogramma* gern in Bodennähe auf.

Netzhautbild. Die histologisch untersuchten Augen maßen etwa 2 mm im Durchmesser und stammten von einem 17 mm langen Tier. Ebenso wie beim Segelflosser sind alle Zapfen Zwillingszapfen. Sie sind im mittleren und dorsalen Retinabereich länger und schlanker als in der ventralen Retina (Abb. 7, III; Tabelle 3).

Die Zapfen nehmen nach einem kleinen Maximum im ventralen Randbereich dorsalwärts stetig an Dichte zu (Abb. 7, II). Diesen recht gleichmäßigen Anstieg unterbricht nur in der Retinamitte ein eng

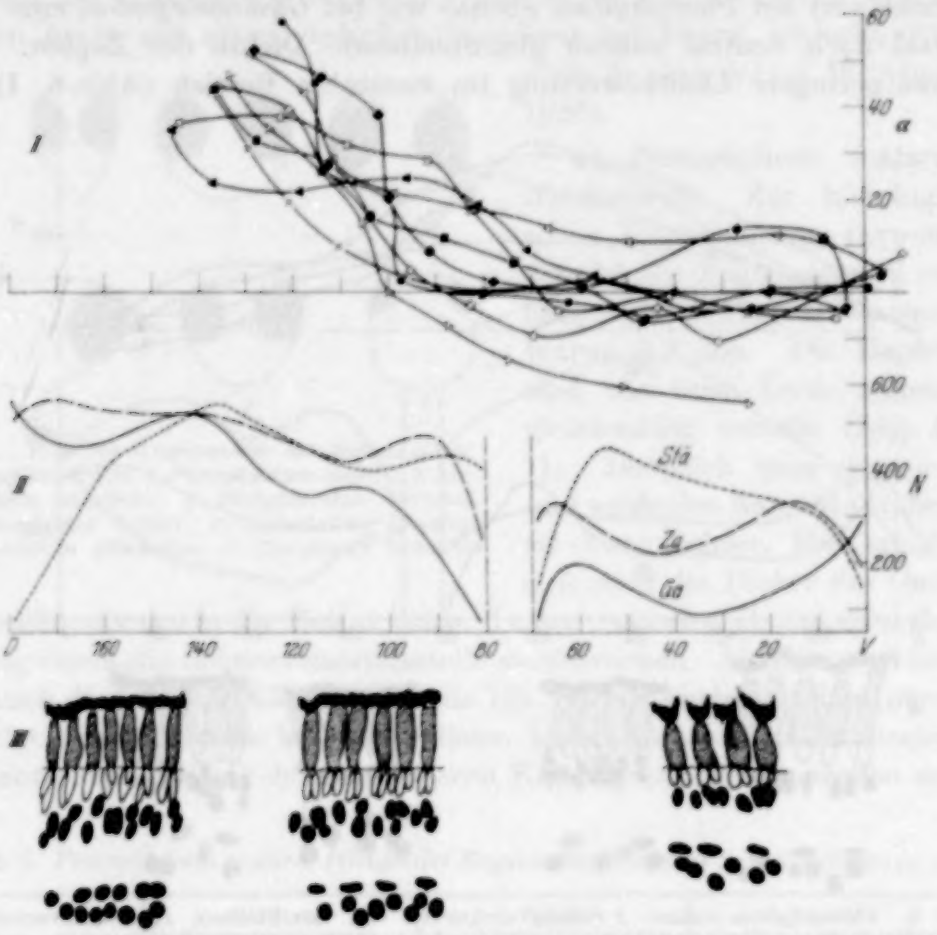


Abb. 7. *Apistogramma ramirezi*. *I* Schräglagekurven von acht Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,00643 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Tabelle 3. *Apistogramma ramirezi*. *(Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	10	4,5	14	3,5	12	3
Zapfenkerne	3,5	2	6	1,5	8	2
Stäbchenkerne	4	2	4	2,5	5	2

umgrenztes Maximum. Ähnlich verläuft auch die Kurve der Ganglienzellen, und auch die Dichte der inneren Körner nimmt nach dorsal stark zu (Tabelle 12). Die Stäbchen stehen — abgesehen von kleinen Schwankungen — überall gleich dicht.

Verhalten. Ich untersuchte acht Tiere, die 12,5 bis 17 mm lang waren. Die einzelnen Kurven (Abb. 7, I) streuen zwar sehr stark, doch

stimmt ihr Verlauf im ganzen überein: Lichteinfall in die ventrale Augenhälfte bis etwa $\beta = 80°$ löst keine Drehtendenz aus. Das Versuchstier kann zwar gelegentlich stark schräge stehen, doch hängt dies offensichtlich nicht vom Lichteinfallswinkel ab. Erst wenn das Licht die dorsale Retinahälfte trifft, nimmt die Schräglage mit wachsendem β zu. Bei Licht von unten neigen sich die Fische um $\alpha = 35°$ bis $56°$ zur Seite; β ist dabei 145° bis 124°. Vergrößerte ich den Winkel γ zwischen Schwerelot und Lichtlot um weitere 20°, so daß er nunmehr 200° oder 160° auf der Gegenseite betrug, dann gingen die Fische zuerst noch etwas mit, drehten jedoch dann mehr oder weniger schnell über die Normallage zur gegenseitigen Schräglage. So drehte der Fisch A 58 von $\alpha = 65°$ nach $\alpha = 50°$ auf der Gegenseite in 8 min, Fisch A 59 ebenso von 51° auf 35° in 2 min. Das Maximum der Lichtbewertung dürfte demnach etwa bei $\beta = 145°$ liegen.

Abermals zeigen sich Übereinstimmungen zwischen der Verteilung der Zapfen und dem Verhalten im Seitenlicht: Die Retina von *Apistogramma* ist zwar ähnlich wie die von *Pterophyllum* strukturiert, doch nimmt die Dichte der Zwillingszapfen hier von ventral nach dorsal stetig zu. Auch das Schräglagemaximum verschiebt sich gleichsinnig; es liegt nicht bei $\beta = 90°$, sondern bei $\beta = 145°$ (Zapfendichtemaximum bei 140°).

Offen bleibt allerdings, warum Reizung der ventralen Augenhälfte überhaupt keine Drehtendenz auslöst. Man könnte vielleicht vermuten, daß die Orientierung eines Bodenfisches mehr von taktilen Reizen gesteuert wird; diese können aber durch andere Reize ausgelöste Drehtendenzen hemmen (v. Holst 1935a). In der Versuchsapparatur lassen sich taktile Reize nicht vermeiden; die Fische kommen ab und zu mit der Glasröhre des Käfigs in Berührung. Es könnte sein, daß erst die starken Dreherregungen bei Reizung der dorsalen Retinahälfte diese taktile Hemmung aufheben.

c) Platypoecilus variatus. Auch bei *Platypoecilus* fand Braemer (1957) ein Schräglagemaximum bei $\beta = 90°$. Ebenso wie der Guppy gehört dieser Fisch zur Unterfamilie der lebendgebärenden Poecilinae.

Netzhautbild. Ich untersuchte beide Augen eines 20 mm langen Tieres. Der Augendurchmesser betrug 2 mm. Vergleicht man den Aufbau der Retina von *Lebistes* und *Platypoecilus*, so treten folgende Unterschiede zutage: Die Zapfen der Guppyretina sind überall deutlich gestaffelt in einfache Innen- und Mittelzapfen sowie Außenzwillingszapfen (vgl. Müller 1952, Abb. 41). Ihre Form und Färbbarkeit sind in den einzelnen Regionen verschieden. So sind die ventralen Ellipsoide deutlich schmäler und zeigen geringere Affinität zu Farbstoffen als die dorsalen. Die beiden Partner des Außenzapfenzwillingspaares färben sich mit Azan verschieden intensiv an.

Die Struktur der Retina von *Platypoecilus* weicht besonders im ventralen Drittel stark von diesem Bild ab (Abb. 8, III). Hier stehen

Zapfen mit langen Ellipsoiden in einer Ebene. Sie reichen bis zur massiven Pigmentschicht, die die Außenglieder dicht umschließt. In der Retinamitte, besonders deutlich aber im dorsalen Drittel, sind die Zapfen gestaffelt. Hier liegt zwischen der Schicht der Innenzapfen, deren Ellipsoide der Membrana limitans externa direkt aufsitzen, und der gleichgeformten Mittelzapfen, anders als beim Guppy, eine weitere

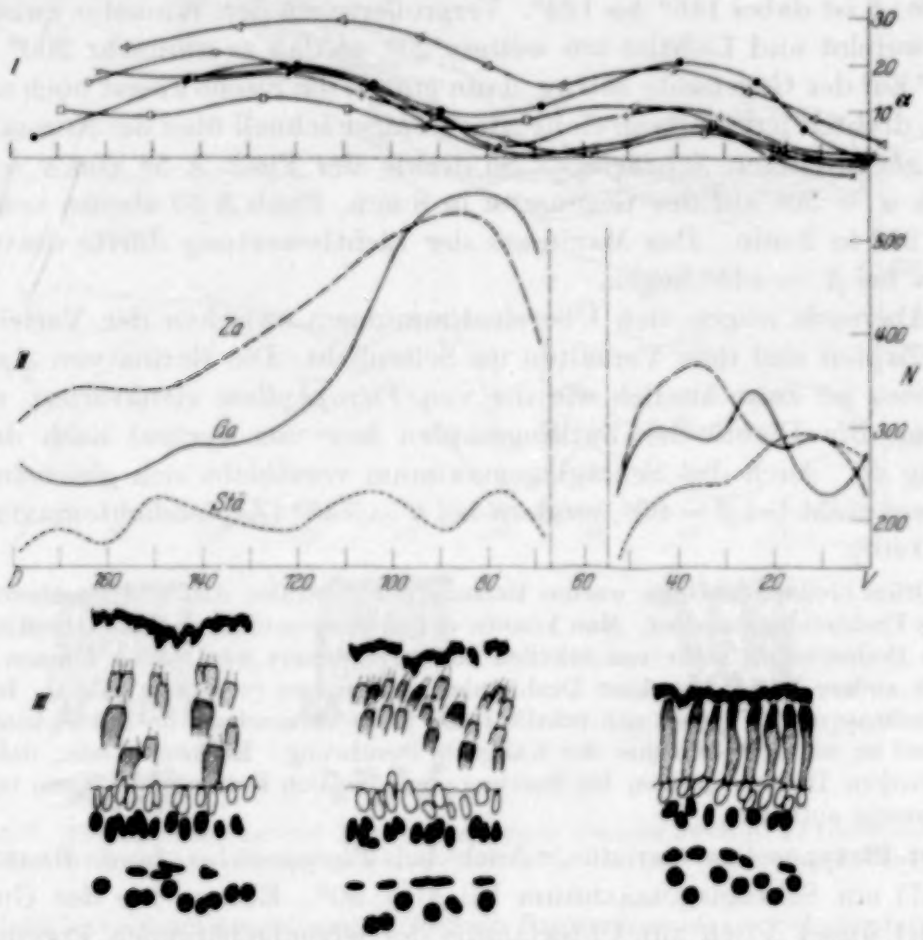


Abb. 8. *Platypoecilus variatus*. *I* Schräglagekurven von sechs Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Schicht kleiner, weniger intensiv gefärbter Zwischenzapfen. Die beiden Partner der Außenzwillingszapfen sind gleichgefärbt. In der Retinamitte sind alle Ellipsoide schmäler und nicht so deutlich gestaffelt; die Innenzapfen liegen weiter von der Membrana limitans entfernt. Über die Größenverhältnisse der Sehzellen gibt Tabelle 4 Auskunft. In der oberen Augenhälfte (Abb. 8, III) liegt die dichte Schicht der Melaninkörner weit vor den Ellipsoiden, so daß die Außenglieder optisch nicht voneinander getrennt sind.

Die Dichte der Sehelemente läßt sich gut mit derjenigen beim Guppy vergleichen (Abb. 8, II). Die Zapfenmaxima liegen bei 40° bzw. 90°,

Tabelle 4
Platypoecilus variatus. (Größe der Zapfenellipsoide und der Sehzellkerne in μ)

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	17	2,5	4	2,5	IZ 8	4,5
					ZZ ~5	3
					MZ ~8	4,5
					AZ ~5	3
Zapfenkerne	5	2,5	5,5	2,5	6	2
Stäbchenkerne	4,5	2	4	2	4	2

IZ Innenzapfen; ZZ Zwischenzapfen, MZ Mittelzapfen, AZ Außenzapfen.

Ihnen entsprechen Maxima der Ganglienzellen und der inneren Körner (Tabelle 12). Das ventrale Maximum der Ganglienzellen verschiebt sich etwas nach ventral (Andeutung einer Fovea ?). Die Dichte der Stäbchen bleibt überall mehr oder weniger gleich, sie steigt nur am unteren Rand etwas an.

Verhalten. Die Schräglagekurven meiner Versuchstiere (Abb. 8, I) ähneln sehr denen vom Guppy (vgl. Abb. 4, I b); nach einem Maximum bei $\beta = 40^0$ (Mittelwert) nimmt die Lichtbewertung zur Retinamitte wieder ab. Das aus sechs Messungen bei 13 bis 19 mm langen Tieren errechnete Minimum liegt bei $\beta = 72^0$. Das Maximum in der dorsalen Hälfte ist meist flacher und ausgedehnter als beim Guppy, sein Mittelwert liegt bei $\beta = 123^0$ (Tabelle 5). Die anders verlaufenden Schräglagekurven in BRAEMERs (1957) Befunden dürften wohl abermals auf die verschiedene Spaltbreite zurückzuführen sein.

Tabelle 5. *Platypoecilus variatus (Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)*

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
A 70	40,7	80,2	127,0
A 73	34,7	59,1	137,1
A 74	41,6	64,7	110,0
A 75	41,3	77,3	122,1
A 76	33,2	76,8	120,9
A 77	39,6	79,0	119,9
M	39,9	71,7	123,0

Ebenso wie beim Guppy stimmt der Mittelwert für das erste Maximum der Schräglagekurven ($\beta = 40^0$) mit dem ventralen Zapfenmaximum (40^0) und das Minimum ($\beta = 72^0$) mit dem blinden Fleck (62^0) gut überein. Der Mittelwert der Maxima der sehr ausgedehnten zweiten Erhebung ($\beta = 123^0$) ist jedoch gegenüber dem entsprechenden Zapfenmaximum (90^0) dorsalwärts verschoben.

d) Xiphophorus helleri. Von diesem Vertreter der lebendgebärenden Zahnkarpfen standen zehn normal pigmentierte und sieben albinotische Exemplare zur Verfügung. Sie waren 17 bis 25 mm lang.

Netzhautbild. Ich untersuchte die Augen eines 24 mm langen pigmentierten und eines 25 mm langen albinotischen Schwertträgers

(Augendurchmesser 2 mm). Die Retina des Albinos gleicht der des Pigmentierten; in den Zellen des Pigmentepithels fehlt das Melanin. Die Struktur der Netzhaut ist der von *Platypoecilus* ähnlich: Die ventralen

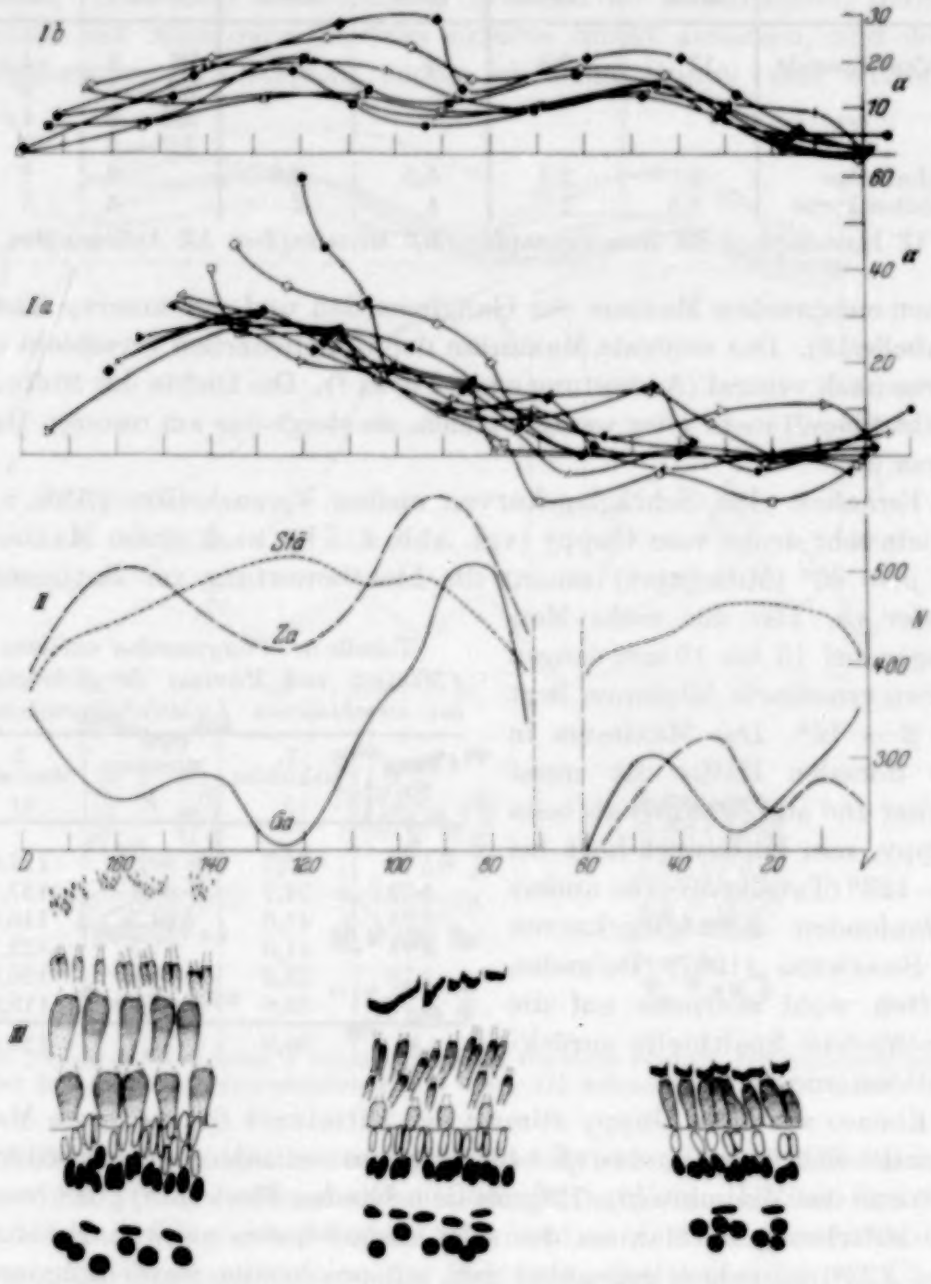


Abb. 9. *Xiphophorus helleri*. *I a* Schräglagekurven von zehn normal pigmentierten Fischen. *I b* Schräglagekurven von sieben albinotischen Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Ellipsoide sind jedoch bedeutend kürzer (Abb. 9, III, Tabelle 6), sie reichen aber ebenfalls bis zum Pigment. In der dorsalen Retina fehlen die Zwischenzapfen. Die Außenzapfen sind wieder Zwillinge, ihre

Tabelle 6. *Xiphophorus helleri. (Größe der Zapfenellipsoide und der Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	10	3	IZ 4,5 MZ ~6 AZ ~7	3 2 2,5	IZ 12 MZ ~15 AZ ~ 5	5,5 3 2
Zapfenkerne	5,5	2,5	6,5	1,5	6	1,5
Stäbchenkerne	4	2	4,5	2	5,5	2

IZ = Innen-, MZ = Mittel-, AZ = Außenzapfen.

Ellipsoide sind schwach gefärbt, und das Pigment ist zwischen den Außengliedern nur locker verteilt. Auch im mittleren Bereich der Retina sind alle drei Zapfenschichten deutlich zu erkennen. Die Innen- und Mittelzapfenellipsoide sind jedoch viel kleiner als im dorsalen Bereich und färben sich schwächer. Die Zwillingszapfenellipsoide haben dagegen die gleiche Größe, sind aber hier intensiv gefärbt.

Die Verteilung der Netzhautzellen im Auge von *Xiphophorus* (Abb. 9, II) ist ebenfalls der von *Platypoecilus variatus* ähnlich. Das ventrale Zapfenmaximum liegt bei 35°, das dorsale bei 92°. Die absolute Dichte der Zapfen ist jedoch im ventralen Drittel viel geringer als dort. Außerdem fällt die große Zahl der Stäbchen in allen Bereichen auf.

Verhalten. Die Schräglagekurven pigmentierter und albinotischer Tiere sind verschieden und sollen getrennt besprochen werden.

Bei *pigmentierten Schwertträgern* löst Licht bis etwa $\beta = 70°$ überhaupt keine optische Drehtendenz aus (Abb. 9, Ia). Die Mittelwerte der Schräglagen bei den einzelnen Einstellungen streuen zwar in diesem Bereich um $\pm 10°$ von der Lotrechten; eine Abhängigkeit vom Lichteinfallswinkel läßt sich jedoch dabei nicht nachweisen. Danach steigt die Schräglage bis etwa $\beta = 130°$ an. Bei Unterlicht neigt sich ein Teil der Fische sehr stark ($\alpha = 60°$) zur vorher belichteten Seite.

Tabelle 7. *Xiphophorus helleri, Albinos (Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)*

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
A 78	62	84	115
A 80	45	92	127,5
A 90	48	94	122
B 29	62	88	119,5
B 30	49,5	87,5	101
B 34	46,5	71	120
B 35	45	81	128
M	51,2	85,3	119,0

Die Kurven der *Albinos* zeigen dagegen den für die beiden anderen Zahnkarpfen-Arten charakteristischen zweigipfeligen Verlauf (Abb. 9, Ib). Das erste Maximum der Schräglage liegt bei $\beta = 51°$, das Minimum bei $\beta = 85°$, das zweite Maximum bei $\beta = 119°$ (Tabelle 7). Bei noch größeren Lichteinfallswinkeln nimmt die Schräglage bei allen sieben Fischen wieder ab; einige stehen bei Unterlicht lotrecht.

Das Maximum der Lichtbewertung bei Lichteinfall in die dorsale Augenhälfte stimmt bei den pigmentierten ($\beta = 130°$) und den albinotischen Tieren ($\beta = 120°$) fast überein und ist ebenso wie bei *Platypoecilus* gegenüber dem Zapfenmaximum (92°) dorsalwärts verschoben. In der ventralen Hälfte entspricht das Schräglagemaximum der Albinos ($\beta = 50°$) nur ungefähr dem Zapfenmaximum (35°), während sich pigmentierte Schwertträger nach einem Lichtspalt, der auf der ventralen Retina abgebildet wird, überhaupt nicht richten. Diese Unterschiede müssen wohl mit dem Pigmentmangel zusammenhängen.

Über die Sehleistungen albinotischer Tiere im Vergleich mit normalpigmentierten ist verhältnismäßig wenig bekannt. So sind die Verschmelzungsfrequenzen albinotischer und pigmentierter Schwertträger nach CROZIER und WOLF (1939) nicht verschieden. Die Reizschwelle albinotischer Kaninchen und Meerschweinchen liegt nach DODT und WALTHER (1958, 1959) beträchtlich tiefer. Die Autoren erklärten diesen Effekt durch Reflexion und Lichtstreuung im pigmentfreien Augenhintergrund. Trotzdem ist das Minimum separabile der Albinos nicht schlechter als bei Normaltieren. Die Sehleistungen pigmentloser Tiere scheinen denen von pigmentierten nicht nachzustehen, sondern eher besser zu sein. Vielleicht lassen sich so auch die Unterschiede zwischen den beiden Schwertträgerrassen deuten; die bei gleicher Reizintensität dem ZNS zufließende Erregung könnte bei Albinos insgesamt größer als bei normal Pigmentierten sein. Die Unterschiede ließen sich dann unter der Annahme verstehen, daß die optische Afferenz einen bestimmten oberschwelligen Wert erreichen muß, um eine Drehtendenz auszulösen. Bei den Albinos wird diese Schwelle erreicht, bei den Pigmentierten nicht.

Da auch bei normalen Platys und Schwertträgern die Außenglieder der Zapfen oberhalb der Sehnervdurchtrittsstelle optisch nicht voneinander isoliert sind (vgl. Lage des Pigments in Abb. 8, III und 9, III), wird das Licht wohl auch hier zerstreut, wodurch sich das dorsale Schräglagemaximum verschieben bzw. abflachen könnte.

e) Aplocheilus lineatus. Der Streifenhechtling *Aplocheilus lineatus* gehört ebenfalls zu den Cyprinodontidae, jedoch zur Unterfamilie der eierlegenden Zahnkarpfen (Cyprinodontinae). Er ist ein typischer Oberflächenfisch. Im Aquarium liegt er meist ruhig der Wasseroberfläche an. Zu dieser Lebensweise paßt auch sein Körperbau; der Rücken ist flach, die Mundöffnung oberständig.

Netzhautbild. Die Kurve der Zapfendichte steigt vom ventralen Rand zur Durchtrittsstelle des Sehnerven an; die der Ganglienzellen fällt in derselben Richtung ab (Abb. 10, II). Das ist sehr eigentümlich, da sonst die beiden Kurven stets parallel verlaufen; man kann daraus auf eine schlechte Sehleistung der ventralen Retina schließen, obwohl die inneren Körner hier sehr dicht stehen (Tabelle 12). Das Stäbchenmosaik ist in der Mitte dieses Drittels am dichtesten. Dorsalwärts vom blinden Fleck steigt die Dichte der Zapfen, der Ganglienzellen und auch der inneren Körner steil zu einem Maximum bei 100° an und nimmt danach wieder ab.

Das schematische Netzhautbild (Abb. 10, III) läßt den primitiven Bau der ventralen Retina erkennen: Die Zapfenellipsoide sind klein

(Tabelle 8), ungeordnet und reichen nicht ganz bis zur dichten Melaninschicht. In der äußeren Körnerschicht sind die Zapfenkerne nicht von

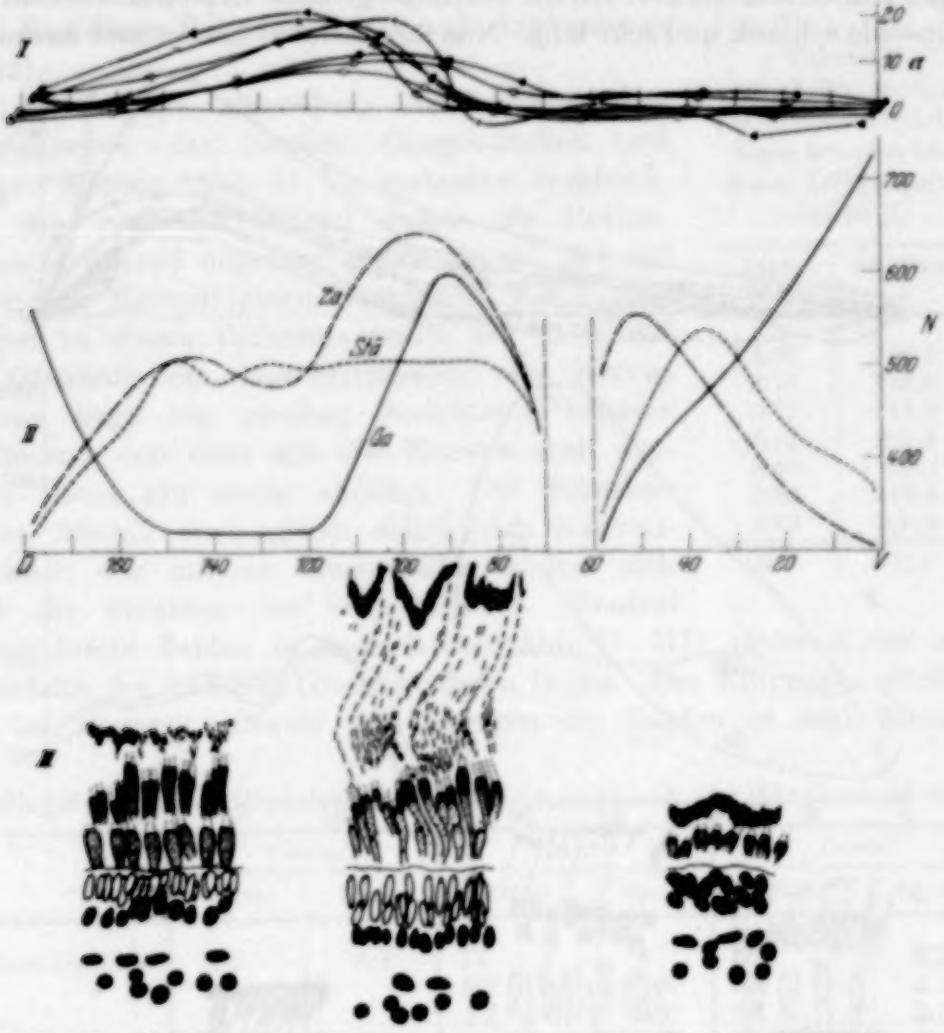


Abb. 10. *Aplocheilus lineatus.* *I* Schräglagekurven von sieben Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Tabelle 8. *Aplocheilus lineatus. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	4,5	2,5	IZ 7	1,5	8,5	3,5
			AZ ~13	1,5	10	1,5
Zapfenkerne	4,5	2,5	7	2	6	2
Stäbchenkerne			4	2	4,5	2

den Stäbchenkernen zu unterscheiden. Dagegen ist die obere Retinahälfte gut entwickelt. Große Innenzapfen sitzen der äußeren Grenzmembran direkt auf. Nach distal folgt eine Schicht Zwillingszapfen.

Die Innen- wie die Außenzapfenellipsoide sind intensiv rot gefärbt. Die Pigmentkörner reichen fast an die Außenzapfenellipsoide heran, liegen jedoch sehr locker. An der Stelle der größten Zapfendichte sind die Ellipsoide schlank und sehr lang. Nur ihre distalen Enden sind nunmehr

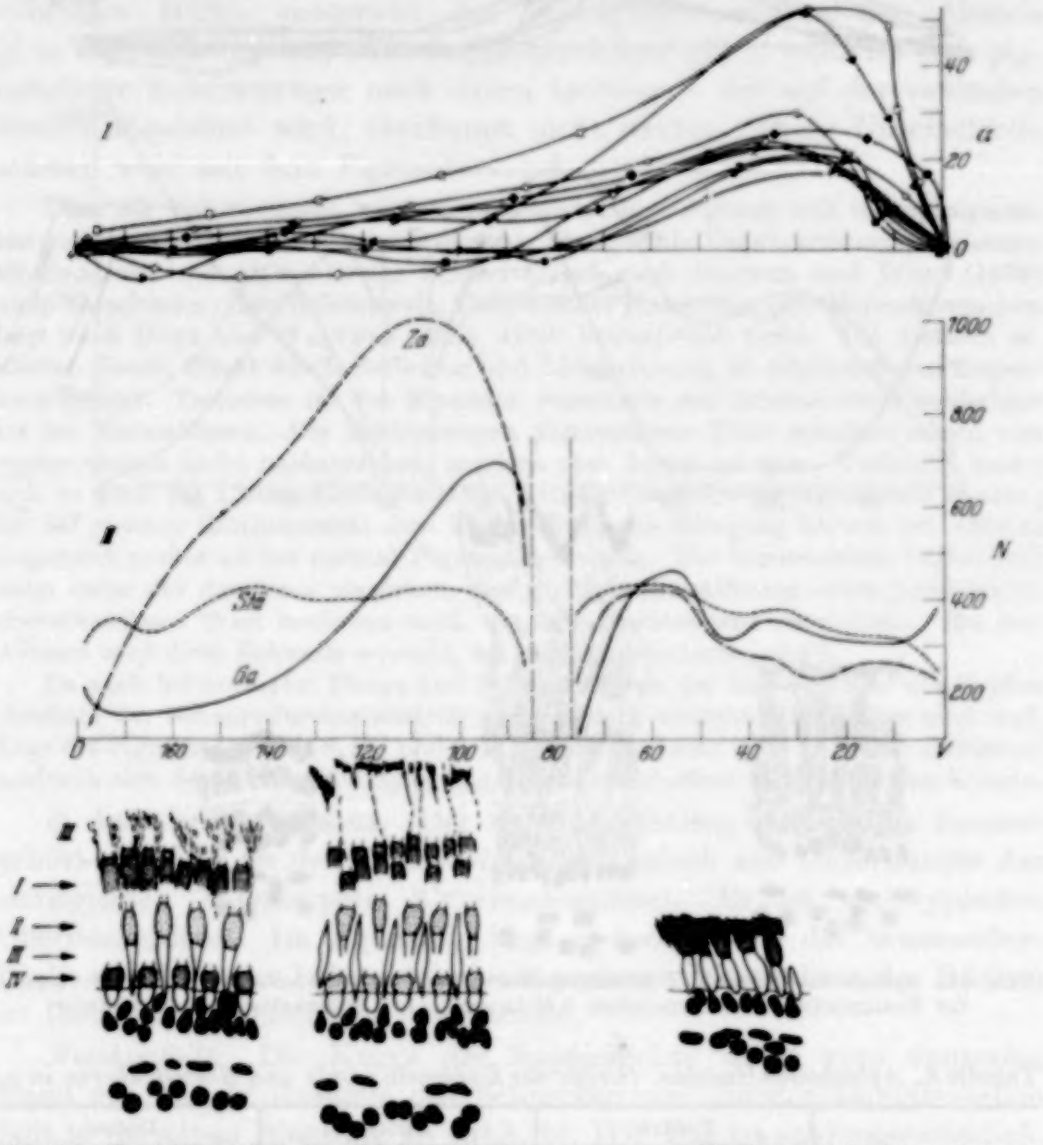


Abb. 11. *Tanichthys albonubes*. *I* Schräglagekurven von zehn Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,00643 mm². *III* Schematische Schnittbilder; die Ziffern *I* bis *IV* beziehen sich auf Abb. 12

intensiv gefärbt; die Außenglieder sind ungewöhnlich lang, ihre proximalen Abschnitte sind locker, ihre distalen dicht von Pigment umhüllt.

Verhalten. Ich prüfte sieben Streifenhechtlinge von 17 bis 21 mm Länge, die sich alle erst oberhalb $\beta = 80^0$ nach dem Licht orientierten. Das Maximum der Lichtbewertung liegt bei $\beta = 107^0$ (Tabelle 9, Abb. 10, I). Bei größeren Lichteinfallswinkeln vermindert sich die Schräglage; bei Unterlicht stehen die Fische nahezu lotrecht.

Das Schräglagemaximum ($\beta = 107°$) und das Zapfendichtemaximum (100°) entsprechen einander wieder recht gut. Das Fehlen der Schräglage bei Reizung der ventralen Augenhälfte erklärt sich aus dem primitiven Bau dieses Retinabereiches (vgl. *Xiphophorus* S. 642).

Tabelle 9
Aplocheilus lineatus (Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)

Fisch Nr.	Maximum β
A 69	100,2
A 71	115,8
A 72	111,9
A 81	101,4
A 82	99,1
A 83	119,4
A 84	100,9
M	107,0

f) Tanichthys albonubes. *Netzhautbild.* Die Dichtekurven der Zapfen, Ganglienzellen und inneren Körner (Abb. 11, II) verlaufen vergleichbar. Im ventralen Drittel stehen die Retinaelemente überall ungefähr gleich dicht. Bei 45° haben die Kurven einen deutlichen Knick und steigen zu einem Dichtemaximum bei etwa 60° an. Oberhalb der Durchtrittsstelle des Nervus opticus liegt ein zweites, bedeutend höheres Maximum, von dem aus alle Kurven zum dorsalen Rand hin stetig abfallen. Die Stäbchen stehen überall etwa gleich dicht. Am Kurvenknick in der unteren Augenhälfte ändert sich auch die Struktur der Sehzellschicht. Ventral stehen breite Zapfen in einer Reihe (Abb. 11, III), deren Kerne alle außerhalb der äußeren Grenzmembran liegen. Die Ellipsoide stecken tief im Pigment. Dorsal sind dagegen die Zapfen in drei Ebenen

Tabelle 10. *Tanichthys albonubes. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	> 7	3,5	IZ 4	4	IZ 4,5	4,5
			MZ 6,5	3,5	MZ 7,5	4
			AZ ~ 4	3	AZ ~ 7,5	3,5
Zapfenkerne	9	3,5	IZ 4	3,5	IZ 5	3
			MZ ?	?	MZ ~ 10	2
			AZ 15	2	AZ ?	?
Stäbchenkerne	4	2,5	4	2	4	2

IZ = Innen-, MZ = Mittel-, AZ = Außenzapfen.

gestaffelt; die breiten Ellipsoide der Innenzapfen sitzen der Membrana limitans externa auf. Sie sind in der Retinamitte weniger intensiv gefärbt als dorsal, ihre Kerne liegen in der äußeren Körnerschicht. Die Ellipsoide der Mittelzapfen sind zart rot gefärbt, die der Außenzwillingszapfen intensiv rot. Ihre Kerne bilden lange Säulen und stehen allesamt distal der Grenzmembran (vgl. auch Tabelle 10). Mit der Struktur der Retina verändert sich auch das Pigmentepithel: Ventral bilden die Körner eine dünne, jedoch dichte Schicht, dorsal eine dickere, lockerere.

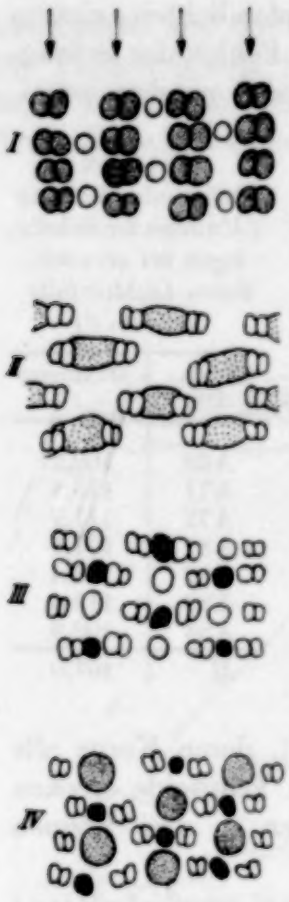


Abb. 12. Tangentiale Schnittbilder aus der dorsalen Netzhaut von *Tanichthys albonubes* in den Ebenen *I* bis *IV* (vgl. Abb. 11, *III*). Ellipsoide punktiert, Kerne der Außenzwillinge weiß, Kerne der Mittelzapfen schwarz. Weiße Kreise: Außenglieder der Mittel- (*I*) und Innenzapfen (*III*). Die Pfeile geben die Richtung der Außenzwillingszapfen-Reihe an

Die drei Zapfensorten vereinigen sich zu einem sehr regelmäßigen Mosaik (Abb. 12), das aus aufeinander senkrecht stehenden Zapfenreihen besteht. In der einen Richtung wechseln Außenzapfenreihen (↓) mit Reihen ab, in denen Mittel- und Innenzapfen stehen; in der anderen sind je ein Innenzapfen und ein Mittelzapfen von zwei Außenzapfen flankiert.

Beim Guppy und bei der Forelle wurden ähnliche Zapfenanordnungen beschrieben (MÜLLER 1951, 1952, LYALL 1957). Zwischen Zwillingszapfenreihen liegen beim Guppy und bei jungen Forellen ebenfalls Reihen, in denen zwei verschiedene Einfach-Zapfen abwechseln. Anders als beim Kardinal stehen jedoch die Elemente benachbarter Reihen immer auf Lücke. Außerdem liegen die Flächen, in denen sich die Partner der Zwillingszapfen berühren, nicht in einer Ebene, sondern bilden ein Zickzackband. In den Reihen der einfachen Zapfen fehlt bei erwachsenen Forellen eine Zapfenart. Der Vergleich zeigt, daß die Musterbildung in der Netzhaut der Fische zwar einem bestimmten Prinzip gehorcht, jedoch artspezifische Unterschiede aufweist.

Tabelle 11.
Tanichthys albonubes (Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)

Fisch Nr.	Maximum β
Gö64	27,9
Gö65	38,1
Gö66	29,5
Gö67	32,7
Gö70	29,4
Gö71	23,4
Gö74	36,7
Gö75	31,2
Gö84	25,6
Gö88	28,5
M	30,3

Verhalten. Ich untersuchte das Verhalten im Seitenlicht bei zehn 10,5 bis 15,5 mm langen Fischen.

Die optisch ausgelösten Drehtendenzen sind hier bei Reizung des ventralen Retinadrittels sehr groß, bei einigen Exemplaren ist die optische Gleichgewichtskomponente sogar deutlich stärker als die statische. Das Maximum der Schräglage liegt im Mittel bei $\beta = 30^0$ (Tabelle 11, Abb. 11, I). Danach nimmt die Neigung der Fische schnell ab. Lichteinfall in die obere Augenhälfte ($\beta = 90^0$) bleibt völlig wirkungslos.

Zwischen dem Schräglageverhalten und dem Bau der Retina läßt sich hier nur eine Beziehung feststellen: Eine optische Drehtendenz entsteht nur dann, wenn die ventrale Retina, deren Bau sich stark von der übrigen unterscheidet, gereizt wird. Entgegen der bisher festgestellten

Beziehung zwischen Zapfendichte und Drehtendenz ist jedoch hier gerade in der ventralen Augenhälfte das Mosaik entschieden gröber als in der dorsalen.

g) Corydoras schultzei. Der Goldstreifen-Panzerwels ist ein typischer Bodenfisch mit flacher Bauch- und gewölbter Rückenlinie, Barteln und kleinen Augen. Wie zu erwarten, spielen optische Reize bei der Gleichgewichtshaltung dieses Fisches keine Rolle. Er sucht — auch in der Versuchsapparatur — stets Kontakt mit dem Untergrund. Auch für den Nahrungserwerb ist der Lichtsinn bedeutungslos. Die Sinneszellen der Barteln vertreten das Auge, das sehr klein (Abb. 5) und primitiv gebaut ist (vgl. auch *Ameiurus* nach WUNDER 1926).

Erörterung der Befunde

Die Drehtendenzvergleichsmessungen zeigen, daß die optisch-statische Verhältniszahl W nur im Tagessehen von *Gymnocorymbus ternetzi* und *Pterophyllum scalare* (BRAEMER 1957) für alle Lichteinfallswinkel β konstant bleibt; die Schräglagekurven sind hier sinusförmig. Die Abweichungen von der Beziehung

$$W = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$$

im Dämmerungssehen bei *Gymnocorymbus ternetzi* und im Tagessehen bei *Apistogramma ramirezi, Lebistes reticulatus, Platypoecilus variatus, Xiphophorus helleri, Aplocheilus lineatus* sowie *Tanichthys albonubes* können nur dadurch verursacht sein, daß entweder $D_{st} = cF \sin \alpha$ oder $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ nicht gilt. Die Stärke der optischen Drehtendenz könnte dabei vom Bau

Tabelle 12. *Anzahl der inneren Körner auf der Retinamitte in ventral-dorsaler Richtung pro Flächeneinheit*

Fischart	Größe des Auges in mm	Größe der Auszählfläche in mm²	10°	30°	50°	70°	90°	110°	130°	150°	170°
Gymnocorymbus ternetzi . .	3	0,0045	2620	3120	1970	1920	2180	2060	2070	1960	1700
Lebistes reticulatus[1] . . .	1,4	0,007	2910	2800	2510	3000	3040	2780	2430	2150	2760
Pterophyllum scalare . . .	3,2	0,00643	4000	3400	2640		3030	2770	2800	3070	3400
Apistogramma ramirezi . . .	2	0,00643	1750	1330	1690		1650	1940	2200	2850	3060
Platypoecilus variatus . . .	2,0	0,0045	1730	1650	1580	2090	2310	1950	1370	1320	1540
Xiphophorus helleri	2,0	0,0045	2020	1640	1540		2200	1960	1870	2070	2250
Aplocheilus lineatus	1,85	0,0045	2680	2650	2500		2410	2360	2040	1990	2250
Tanichthys albonubes . . .	2,1	0,00643	2260	1840	2960	1920	2200	3350	2430	2150	1530

[1] Nach MÜLLER (1952).

und von der Funktion der Sehzellen abhängen, die der statischen möglicherweise vom abweichenden Bau der Statorezeptoren.

Unsere Befunde zeigen im Dämmerungssehen von *Gymnocorymbus* und im Tagessehen von *Apistogramma*, *Lebistes*, *Platypoecilus*, *Xiphophorus* und *Aplocheilus* in der Tat eine auffällige Beziehung zwischen dem Sehzellmosaik und dem Verlauf der Schräglagekurven. Bei diesen Arten könnte die Beziehung $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ durch den uneinheitlichen Bau der Netzhaut modifiziert sein. Der Verlauf der Schräglagekurven aller untersuchten Fische außer *Tanichthys* ließe sich dann unter folgender Annahme deuten.

Die optisch ausgelöste Drehtendenz ist nur dann dem Sinus des Lichteinfallswinkels proportional (Maximum der Schräglage bei $\beta = 90^0$, sinusförmige Schräglagekurven), wenn die dem ZNS von jedem Reizort zufließenden optischen Afferenzen gleich stark sind. Dies dürfte bei konstanter Reizstärke und -fläche nur in einer gleichartig strukturierten Retina der Fall sein. Die Größe der Drehtendenz bestimmt sich dann im ZNS allein nach dem Reizort (Lokalzeichen). Ist aber das Sehzellmosaik an bestimmten Stellen der Retina ungleich, so wird auch die optische Erregung verschieden stark sein; feineres Sehzellraster dürfte sie erhöhen, gröberes verringern. Diese Erregungsgröße geht in die Beziehung $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ mit ein und modifiziert die sinusförmigen Schräglagekurven.

Der artspezifische Verlauf der Schräglagekurven stimmt jedoch nur verhältnismäßig grob mit dem der Zapfendichtekurven überein; die Befunde von *Tanichthys* fügen sich unserer Deutung überhaupt nicht ein. Den Abweichungen können verschiedene Ursachen zugrunde liegen: Neben dem peripheren Sehzellmosaik könnten auch die leitenden Schichten der Netzhaut bedeutsam sein, wahrscheinlich auch der Pigmentierungsgrad, wie das verschiedene Verhalten normaler und albinotischer Schwertträger vermuten läßt. Außerdem könnten auch in der statischen Komponente artspezifische Abweichungen von der Sinusregel $D_{st} = cF \sin \alpha$ auftreten: Bei *Pterophyllum*, *Gymnocorymbus*, *Platypoecilus* und *Lebistes* liegen die Utriculusstatolithen in der Normallage horizontal auf ihren Maculae (v. HOLST 1950); in der Grundrichtung (Hochachse parallel dem Schwerelot) übt der Statolith keine Scherungskräfte aus. Liegen aber Maculae und Statolithen nicht horizontal, so werden sich bei Drehung des Fisches um seine Längsachse die Scherungsreize auf beiden Seiten verschieden stark ändern, was die Beziehung $D_{st} = cF \sin \alpha$ modifizieren könnte[1]. Endlich sind auch

[1] Nach Abschluß der Untersuchungen prüfte ich die Lage der Otolithen aller Versuchstiere mit der Aufhellmethode nach AHRENS (1949). Bei allen Arten, auch bei *Tanichthys*, liegen die Lapilli horizontal.

Abweichungen vom theoretisch erwarteten Verhalten durch die Mitwirkung anderer Otolithen denkbar (vgl. L. Schoen und v. Holst 1950). So kann also der artspezifische Verlauf von Schräglagekurven sowohl von peripheren als auch von zentralen Faktoren, die noch nicht alle bekannt sind, abhängen; beim Skalar und beim Tetra scheint die optische Drehtendenzstärke vorwiegend „zentral", d. h. durch Verrechnen von Lokalzeichen bestimmt zu sein; die strukturell gleichartigen Rezeptoren dürften hier kaum verschieden empfindlich sein. Bei allen anderen Fischen treten Rezeptoreigenschaften modifizierend hinzu.

Auch bei den Richtreaktionen von Arthropoden hat man zwei verschiedene Theorien erwogen: Dolley und Wierda (1929) erklärten die Fixierbewegungen positiv phototaktischer *Eristalis* durch ein Empfindlichkeitsgefälle im Auge; Versuche von Mittelstaedt (1949) am gleichen Versuchstier, von Schöne (1955) an Garnelen, Jander (1957) an Ameisen und Boch (zit. nach Jander 1957) bei Bienen zeigen jedoch, daß die Fixierreaktion nicht von einem Empfindlichkeitsgefälle der Ommatidien abhängen kann, sondern „eine Integrationsleistung des zentralen, die Lokalzeichen des Sinnesapparates auswertenden Nervensystems ist" (Mittelstaedt 1949). Zur „Lokalzeichentheorie" des Richtungssehens paßt es, daß die Stärke der optischen Drehtendenz intensitätsunabhängig sein kann, wie Drehtendenzvergleichsmessungen an Ameisen (Jander 1957), Bienen (Boch) und Köcherfliegen (Jander 1960) zeigen.

Nach Schöne (1955) bewertet eine Garnele bei der optischen Lagekontrolle zwei intensitätsgleiche, in einem bestimmten Winkelabstand gebotene Lichtbündel so, als würde *eine* Lichtquelle in der Richtung der Winkelhalbierenden leuchten; auch hier verrechnet das ZNS offenbar die Lokalzeichen und nicht die Erregungsstärken verschieden empfindlicher Ommatidien. Ein Einfluß der Lichtintensität zeigte sich dennoch sowohl bei der Garnele als auch bei Fischen (Braemer 1957): Die Stärke der optischen Drehtendenz hängt in einem bestimmten Bereich vom Logarithmus der Intensität ab.

Zum Vergleich prüfte ich das Verhalten von *Lebistes reticulatus* im „Zweilichterversuch". Nach Schöne (1955) wäre hier eine Einstellung in die Winkelhalbierende zu erwarten, falls die „Lokalzeichentheorie" auch für die Fische zutrifft. Den Versuchstieren wurden zwei gleich stark leuchtende Spalte in einem Winkelabstand von 60° geboten, der aus folgendem Grunde angebracht schien: Der Abstand der beiden Lichtbewertungsmaxima beträgt beim Guppy 60°, das Minimum liegt ungefähr in der Mitte dazwischen. Die klarsten Ergebnisse waren daher mit zwei Lichtern in 60°-Abstand zu erwarten, da die Lichtresultierende während einer Messung einmal im Schräglageminimum angreifen müßte, während zugleich die beiden im Einlichtversuch am stärksten auslösenden Netzhautstellen gereizt werden. Um einen Einfluß des gegenseitigen Auges auszuschalten, benutzte ich sechs einäugige Guppys. Eine Drehtendenz zur blinden Seite war bei diesen Tieren nicht festzustellen (vgl. aber L. Schoen 1951).

In Abb. 13 veranschaulicht Kurve I das Verhalten eines einseitig geblendeten Tieres bei Beleuchtung der sehenden Seite durch den einen Spalt; sie gleicht den Kurven intakter Tiere. Kurve II verdeutlicht den zu erwartenden Verlauf unter der Annahme der Resultantenwirkung wie bei der Garnele nach SCHÖNE (1955), d. h. wenn der Fisch sich nach

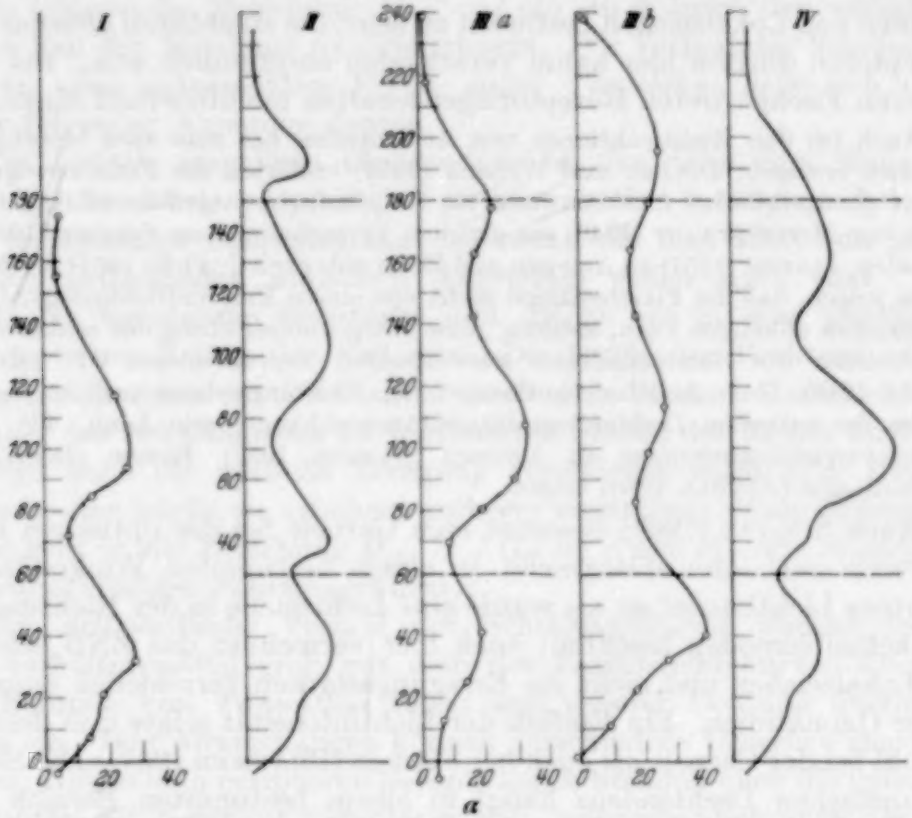


Abb. 13. Zweilichterversuch mit einäugigen *Lebistes reticulatus*. *I* Normale Schräglagenkurve im Einlichtversuch. *II* Zu erwartende Schräglagen, wenn der Fisch im Zweilichterversuch sich in die Richtungsresultierende einstellt. Im Wirkungsbereich der beiden Lichtquellen (zwischen den gestrichelten Linien) sind die Schräglagen aus Kurve *I* berechnet. *III a* und b Gemessene Schräglagen im Zweilichterversuch. *IV* Zu erwartende Schräglagen, wenn die Drehtendenzen der beiden Reizorte im Zweilichterversuch sich addieren. Weitere Erklärungen im Text

der Winkelhalbierenden zwischen den beiden Reizrichtungen einstellt. Da die beiden Spalte um 60° auseinanderliegen, kann bis zur ersten gestrichelten Linie ($\beta_1 = 60°$) nur die erste Lichtquelle wirksam werden, daher entspricht der Kurvenverlauf in diesem Abschnitt dem der Kurve I. Oberhalb der zweiten gestrichelten Linie wirkt dagegen nur der zweite Spalt, da der erste hier schon in den Bereich des geblendeten Auges fällt. Von $\beta_1 = 60°$ bis $\beta_1 = 180°$ sind dagegen beide Spalte wirksam. Richtet sich der Fisch nach der Resultierenden aus den beiden Lokalzeichen, dann müßte er seine Schräglage so ändern, wie es Kurve II

für diesen Bereich angibt; die Neigungswinkel α sind der Kurve I entnommen; die Ordinate gibt die Winkelhalbierenden der beiden Reizlichter an.

Die im Versuch gewonnenen Meßwerte (Kurve III a) entsprechen dieser Erwartung nicht. Auf der Ordinate ist hier jeweils der Winkel β in bezug auf den ersten Spalt aufgetragen; bei $\beta = 100°$ liegt ein Maximum der Lichtbewertung, während nach Kurve II an dieser Stelle ein Minimum zu erwarten wäre. Doch läßt sich der Verlauf der Kurve III a deuten unter der Annahme, daß sich die Drehtendenzen der beiden Reizorte β_1 und β_2 summieren. Berechnet man die Summe der Drehtendenzen nach Kurve I, so paßt der Verlauf der so gewonnenen theoretischen Kurve IV gut zu dem der experimentellen (III a). Allerdings bezieht sich die Übereinstimmung nur auf den Verlauf, nicht auf den absoluten Betrag der erwarteten Drehtendenzen. Die Kurve III b stellt das Ergebnis einer weiteren Messung an einem anderen Tier dar.

Lebistes reticulatus verhält sich also im Zweilichterversuch anders als die Garnelen (vgl. Schöne 1955); die Drehtendenzen zweier retinaler Orte addieren sich beim Guppy zentral; der Krebs richtet sich nach der Resultierenden aus beiden Reizrichtungen. Worauf dieser Unterschied beruht, läßt sich ohne genauere Kenntnis der Arbeitsweise zentraler Instanzen noch nicht sagen.

Zentrale Additionen von Drehtendenzen sind häufig beschrieben worden. Auch die hier benutzte Methode der Drehtendenzvergleichsmessung beruht ja auf der Leistung eines additiv arbeitenden „Lagezentrums", in dem die bei der Gleichgewichtshaltung beteiligten Afferenzen, allerdings mit umgekehrten Vorzeichen, konvergieren. Die den Effektoren über einen Koordinationsmechanismus übermittelte Erregung, der Drehimpuls, wird aus der Summe der optischen und statischen Drehtendenzen additiv errechnet. Bei der Kippung um die Längsachse von Fischen addieren sich die Erregungen der Utriculi beider Seiten (v. Holst 1950), beim Nystagmus des Menschen ebenso die optischen und labyrinthären Afferenzen (Jung 1948). Birukow (1952) sowie Butz-Kuenzer (1957) wiesen bei den Kompensationsbewegungen von Fröschen nach, daß sich die optischen und stato-dynamischen Afferenzen in einem Verhältnis summieren, das, ähnlich wie die statisch-optische Verhältniszahl bei Fischen (v. Holst 1949), mit inneren und äußeren Bedingungen wechseln kann. Dabei werden oft die rein additiven Wirkungen durch innere verhaltensbestimmende Faktoren modifiziert; zentral kann die Wirkungssumme von synergisch auslösenden Reizen auf einen konstanten, der jeweiligen Reaktionsnorm angemessenen Wert einreguliert werden, der kleiner ist als die einfache algebraische Summe der Teilafferenzen (vgl. Butz-Kuenzer 1957). Auch in unseren Zweilichterversuchen addierten sich die Drehtendenzen der beiden retinalen Orte nicht einfach algebraisch; die Gesamtdrehtendenz war vielmehr stets kleiner als die Summe der einzelnen Teildrehtendenzen.

Die additive Arbeitsweise der optischen Gleichgewichtsregelung beim Guppy läßt sich auch bei sukzessiver Reizung zuerst mit einem, dann mit zwei Reizlichtern nachweisen. In der Apparatur für den Zweilichter-

versuch leuchtete zunächst nur ein Spalt; er war so eingestellt, daß der Winkel β mindestens 60° betrug. Nach 5 min schaltete ich den zweiten, um 60° dorsalwärts verschobenen Spalt ein und bestimmte den veränderten Lichteinfallswinkel β' relativ zum ersten Spalt. Tabelle 13 enthält die Versuchsergebnisse von drei einseitig geblendeten Tieren.

In 14 von 18 Messungen war β' deutlich kleiner als β. Bei den restlichen vier war $\beta' \approx \beta$ (maximale Differenz 1,3°).

In 78% der Fälle ist also $\beta' < \beta$, d. h. der Fisch neigt sich stärker der ersten Lichtquelle zu, weg von der zweiten; die durch diese ausgelöste Drehtendenz addiert sich also zur ersten. In den wenigen Fällen, wo der Fisch den Winkel zur ersten Lichtquelle fest beibehält, handelt es sich vermutlich um Reaktionsweisen, die auch bei der Lichtkompaßorientierung von Krebsen (WOLTER 1930) und Insekten (HONJO 1937, BIRUKOW 1954) beobachtet wurden.

Tabelle 13. *Lebistes reticulatus. Sukzessive Reizung mit einem bzw. zwei Lichtspalten*

β	β'	$\Delta\beta$	β	β'	$\Delta\beta$
63,0	64,3	+ 1,3	122,6	103,5	− 19,1
72,9	70,0	− 2,9	129,0	129,7	+ 0,7
74,4	73,5	− 0,9	130,0	120,7	− 9,3
84,2	80,9	− 3,3	137,5	129,6	− 7,9
85,4	84,6	− 0,8	149,3	140,7	− 8,6
88,9	83,1	− 5,8	155,0	152,4	− 2,6
98,8	90,0	− 8,8	175,0	151,2	− 23,8
102,7	89,3	− 13,4	176,7	155,6	− 21,1
104,4	101,3	− 3,1	177,0	174,1	− 2,9

β Lichteinfallswinkel bei Reizung mit einem Spalt, β' nach Hinzuschalten des zweiten. $\Delta\beta$ Veränderung des Einfallswinkels relativ zu β.

WOLTER ließ *Carcinus maenas* sich nach zwei Lichtern orientieren. Als er eines ausschaltete, trat nur in 50% der Fälle eine Änderung der ursprünglichen Bewegungsrichtung der Tiere ein. Er schloß daraus, daß *Carcinus* bei Doppelreizung sich nach einem Licht orientiert und das andere unbeachtet läßt. Der Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus*), der einen bestimmten menotaktischen Kurs nach einer Lichtquelle läuft, kann ihn beim Hinzuschalten einer zweiten Lichtquelle entweder ändern oder beibehalten (HONJO 1937, BIRUKOW 1954). Der Ohrwurm (*Forficula auricularia*) entscheidet sich in derselben Situation entweder für das erste oder für das zweite Licht (HONJO 1937).

Zusammenfassung

An neun verschiedenen Knochenfischarten wird das „Lichtrückenverhalten" im Seitenlicht untersucht und mit der Struktur der Retina verglichen. Die Schräglagekurven, die die Abhängigkeit der Stärke der optischen Drehtendenz vom Lichteinfallswinkel β beschreiben, zeigen dabei im Tagessehen bei konstanter Beleuchtungsintensität eine unerwartete artspezifische Variabilität. Die von der Sinusform (v. HOLST 1950, BRAEMER 1957) abweichenden Schräglagekurven spiegeln jedoch in beiden Sehweisen mit wenigen Ausnahmen die Dichte und Anordnung der Zapfen bzw. Stäbchen in der Retina wider.

1. Histologische Untersuchungen an der Netzhaut von *Gymnocorymbus ternetzi* bestätigen BRAEMERs (1957) Forderung nach einer Anhäufung der Stäbchen in der dorsalen Retina, mit der er das abweichende Verhalten dunkeladaptierter Tiere im Seitenlicht erklärte.

2. Bei *Lebistes reticulatus* weichen die Schräglagekurven stark vom sinusförmigen Verlauf mit dem Maximum der Schräglage bei $\beta = 90^0$ ab. Hier läßt sich jedoch eine Beziehung zwischen der Größe der optisch ausgelösten Drehtendenz und der Dichteverteilung der Zapfen in der Netzhaut (nach MÜLLER 1952) feststellen.

3. Auch die Schräglagekurven von *Apistogramma ramirezi*, *Platypoecilus variatus*, *Xiphophorus helleri* und *Aplocheilus lineatus* lassen vermuten, daß ihr Verlauf von der Dichte und Anordnung der Zapfen mitbestimmt wird.

4. Im Tagessehen von *Gymnocorymbus ternetzi* und *Pterophyllum scalare* läßt sich kein Zusammenhang zwischen dem hier in der ganzen Netzhaut gleichartigen Zapfenmosaik und den sinusförmigen Schräglagekurven feststellen. Bei *Tanichthys albonubes* löst ausnahmsweise nur Reizung des gröberen Zapfenmosaiks der ventralen Retina optische Drehtendenzen aus. Dem Bodenfisch *Corydoras schultzei* fehlt jede optische Gleichgewichtshaltung.

5. Aus dem Vergleich der Retinastrukturen mit dem Verhalten im Seitenlicht wird geschlossen, daß die Größe der optischen Drehtendenz sowohl vom retinalen Lokalzeichen als auch von der rezeptorabhängigen Erregungsgröße bestimmt wird. Dabei ist neben der Intensität auch die Anzahl der auf der Flächeneinheit stehenden Sehzellen maßgebend. Unter konstanten Bedingungen des Tagessehens liegt das Maximum der Lichtbewertung nur dann bei einem Lichteinfallswinkel $\beta = 90^0$, wenn das Zapfenmosaik überall strukturell und funktionell gleichartig ist (*Gymnocorymbus*, *Pterophyllum*).

6. Bei simultaner Reizung von zwei Netzhautstellen ein und desselben Auges im Winkelabstand von 60° addieren sich bei *Lebistes reticulatus* die Drehtendenzen der beiden Reizorte.

Literatur

AHRENS, W.: Über die Brauchbarkeit der Aufhellungsmethoden bei morphologischen und physiologischen Untersuchungen über das Fischlabyrinth. Z. vergl. Physiol. **32**, 49—59 (1950).

BIRUKOW, G.: Studien über statisch-optisch ausgelöste Kompensationsbewegungen und Körperhaltung bei Amphibien. Z. vergl. Physiol. **34**, 448—472 (1952). — Photogeomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. Z. vergl. Physiol. **36**, 176—211 (1954).

BRAEMER, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **39**, 374—398 (1957).

BUTZ-KUENZER, E.: Optische und labyrinthäre Auslösung der Lagereaktionen bei Amphibien. Z. Tierpsychol. **14**, 429—447 (1957).

CROZIER, W. J., and E. WOLF: The flicker response counters for genetically related fishes. J. gen. Physiol. **21**, 17—56; **22**, 463—485 (1939).

DODT, E., u. J. B. WALTHER: Spektrale Sensitivität und Blutreflexion. Vergleichende Untersuchungen an pigmentierten und albinotischen Netzhäuten. Pflügers Arch. ges. Physiol. **266**, 187—192 (1958).

— — Elektroretinographische Messung der Spektralsensitivität von Albinoaugen bei direkter und diaskleraler Belichtung. Pflügers Arch. ges. Physiol. **268**, 435—443 (1959).

DOLLEY, W. L., and J. L. WIERDA: Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. J. exp. Zool. **53**, 129—139 (1929).

HOLST, E. v.: Die Gleichgewichtssinne der Fische. Verh. dtsch. zool. Ges. **37**, 109—114 (1935a).

— Über den Lichtrückenreflex bei Fischen. Publ. Staz. zool. Napoli **15**, 143—158 (1935b).

— Quantitative Untersuchungen über Umstimmungsvorgänge im Zentralnervensystem. I. Der Einfluß des „Appetits" auf das Gleichgewichtsverhalten bei *Pterophyllum*. Z. vergl. Physiol. **31**, 134—148 (1949).

— Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 60—120 (1950).

HONJO, J.: Beitrag zur Lichtkompaßbewegung der Insekten, insbesondere in bezug auf zwei Lichtquellen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **57**, 375—416 (1937).

JAHN, T.: Optische Gleichgewichtsregelung und zentrale Kompensation bei Amphibien, insbesondere bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Z. vergl. Physiol. **43**, 119—140 (1960).

JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise *Formica rufa* L.) Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 (1957).

— Menotaxis und Winkeltransponieren bei Köcherfliegen (Trichoptera). Z. vergl. Physiol. **43**, 680—686 (1960).

JUNG, R.: Die Registrierung des postrotatorischen und optokinetischen Nystagmus und die optisch-vestibuläre Integration beim Menschen. Acta oto-laryng. (Stockh.) **36**, 199—202 (1948).

LYALL, A. H. The growth of the trout retina. Quart. J. micr. Sci. **98**, 101—110 (1957).

MITTELSTAEDT, H.: Telotaxis und Optomotorik von *Eristalis* bei Augeninversion. Naturwissenschaften **36**, 90—91 (1949).

MÜLLER, H.: Über das Zapfenmosaik in der Netzhaut des Guppy. Naturwissenschaften **38**, 459 (1951).

— Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (*Lebistes reticulatus*). Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **63**, 275—324 (1952).

SCHOEN, L.: Quantitative Untersuchungen über die zentrale Kompensation nach einseitiger Utriculusausschaltung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 121—150 (1950).

— Das Zusammenspiel beider Augen als Gleichgewichtsorgane der Fische. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1951**, 191—195 (1951).

— Mikroableitungen einzelner zentraler Vestibularisneurone von Knochenfischen bei Statolithenreizen. Z. vergl. Physiol. **39**, 399—417 (1957).

—, u. E. v. HOLST: Das Zusammenspiel von Lagena und Utriculus bei der Lageorientierung der Knochenfische. Z. vergl. Physiol. **32**, 552—571 (1950).

Schöne, H.: Zur optischen Lageorientierung („Lichtrückenorientierung") von Dekapoden. Naturwissenschaften **39**, 552—553 (1952).
— Über den optischen Lageapparat der Krebse. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1955**, 52—58 (1955).
— Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. **21**, 161—205 (1959).
Thibault, C.: Action de la lumière blanche et monochromatique sur la posture des poissons téléostéens. Extrait Arch. Sci. Physiol. **3**, 101—124 (1949).
Vilter, V.: Architectonique de la rétine nerveuse de la Carpe et theorie de la dualité des méchanismes de photoperception visuelle. C. R. Soc. Biol. (Paris) **141**, 348—350 (1947).
— Existence d'une double area dans la rétine du *Lebistes reticulatus* et signification fonctionelle des structures aréales. C. R. Soc. Biol. (Paris) **142**, 292—294 (1948).
Wolter, H.: Beiträge zum Lichtsinn von *Carcinus maenas*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **56**, 581—612 ((1936).
Wunder, W.: Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaut. Z. vergl. Physiol. **3**, 1—61 (1926).

Dr. Hermann Bogenschütz,
Göttingen, I. Zoologisches Institut der Universität

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 656—684 (1961)

Aus der Forschungsgruppe Kybernetik des Max Planck-Instituts
für Biologie, Tübingen

UNTERSUCHUNG DES BEWEGUNGSSEHENS FIXIERT FLIEGENDER BIENEN*

Von

PETER KUNZE

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 31. Mai 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 657
A. Methodik 657
1. Versuchsanordnung 657
2. Arbeitsweise der Drehmoment-Meßapparatur 658
3. Beleuchtung und Lichtmessung 661
4. Verhalten der Biene im Versuch 661
5. Durchführung und Auswertung der Messungen 662
B. Der für die Bewegungswahrnehmung maximale räumliche Abstand von Lichtänderungsreizen 664
C. Der Einfluß von Gliederung und Geschwindigkeit bewegter Muster auf die optomotorische Reaktion 665
1. Abhängigkeit der Reaktion von der Grundwellenlänge periodischer Schwarz-Weiß-Muster 665
2. Variation der Rotationsgeschwindigkeit periodischer Schwarz-Weiß-Muster unterschiedlicher Grundwellenlänge 667
3. Reaktionen auf einen Streifenzylinder mit sinusförmigem Helligkeitswechsel 669
4. Überlagerung zweier Helligkeitsfunktionen verschiedener Grundwellenlänge 671
5. Reaktionen auf die Bewegung eines Musters mit statistisch zufällig verteilten Helligkeitswerten 673
D. Die Abhängigkeit der Reaktion von den in Streifenzylindern enthaltenen Helligkeitsunterschieden und von der Beleuchtungsstärke 674
1. Reaktionen auf Streifenzylinder mit verschiedenen Helligkeitsunterschieden 674
2. Änderung des Helligkeitsunterschiedes bei verschieden starker Beleuchtung der Streifenzylinder 675
3. Variation der Winkelgeschwindigkeit bei verschiedener Beleuchtungsstärke 676
4. Rotierende Graustreifen vor feststehendem Hintergrund aus hellen und dunklen Streifen 677
E. Der Unterschied der Reaktionsstärke verschiedener Bienen 678
F. Diskussion 679
1. Vergleich mit dem Bewegungssehen von *Chlorophanus* 679
2. Zur Frage der Schwelle der optomotorischen Reaktion der Biene 681
Zusammenfassung 682
Literatur 683

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Einleitung

Die Biene ist, wie viele andere Insekten, besonders befähigt, Bewegungen in ihrer optischen Umwelt wahrzunehmen. Verhaltensexperimente an der Biene (Hertz 1933—1934) deuten an, daß das Wahrnehmen der Umwelt in Bewegung die Voraussetzung dafür ist, ihre strukturelle Gliederung zu erkennen. Daß die Steuerung des Fluges in starkem Maße von der optischen Wahrnehmung von Bewegung beeinflußt wird, haben Heran (1957) und Schaller (1960) nachgewiesen.

Den Grundzügen des Bewegungssehens der Biene nachzugehen, war Aufgabe der vorliegenden Arbeit. In ihr wird über Messungen der optomotorischen Reaktion der Biene in der Drehtrommel berichtet. Während der Untersuchung ergaben sich vor allem die Fragen, in welcher Weise verschieden starke *Gliederung* der bewegten Streifenmuster, die *Geschwindigkeit* der Musterbewegung, die in den Streifenmustern auftretenden *Helligkeitsunterschiede* und die *Beleuchtungsstärke* die Bewegungswahrnehmung beeinflussen.

Hecht und Wolf (1929) und Wolf (1933—1934) haben einige dieser Fragen an der Biene untersucht. Sie beobachteten eine Reaktionsschwelle (das Auftreten einer gerade noch auslösbaren optomotorischen Reaktion) und variierten jeweils zwei verschiedene Reizparameter gegeneinander, z. B. Streifenbreite eines Musters und Beleuchtungsstärke. Die durch den einen Parameter hervorgerufene Änderung in der Reaktionsstärke glichen sie durch den anderen aus. So hatten sie zwar die gegenseitige Abhängigkeit der von ihnen untersuchten Reizgrößen zu bestimmen versucht, konnten jedoch keine Aussage darüber machen, wie jede einzelne dieser Größen in die Reaktion der Biene eingeht. Eine Möglichkeit, die Reaktion der Biene direkt zu messen, mußte daher gefunden werden.

Die bisher vollständigste Untersuchung des Bewegungssehens eines Insektes wurde am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis* durchgeführt (Hassenstein 1950—1959). Beim Vergleich mit *Chlorophanus* interessierte besonders, ob das an diesem Käfer gefundene Funktionsprinzip — die Auswertung von Reizdaten auf der Grundlage der Korrelation (Reichardt 1957) — auch dem Bewegungssehen der Biene zugrunde liegt.

Im Versuch sollte die Biene räumlich festgelegt werden, da Eigenbewegungen des Insekts die Abbildungsgröße eines in bestimmter Entfernung liegenden Objektes auf dem Komplexauge und die Relativgeschwindigkeit zwischen Insekt und Umwelt ändern können. Von allen an Bienen zu beobachtenden optomotorischen Reaktionen — z. B. Fühlerbewegungen, Drehen des Kopfes, im Kreise laufen — schien zum Messen *Wendung während des Fluges* die für ein fliegendes Insekt adäquate zu sein. Die dabei meßbare physikalische Größe ist das von der Biene in einer bestimmten Richtung ausgeübte *Drehmoment*. Es ergab sich also die Aufgabe, das Drehmoment zu messen, das fixiert fliegende Bienen auf Grund eines Bewegungsreizes erzeugten.

A. Methodik

1. Versuchsanordnung

Für alle Versuche wurden Bienen verwendet, die beim An- oder Abflug vor dem Flugloch des Stockes gefangen worden waren. (Unmittelbar aus dem Stock entnommene Bienen scheinen zwar nicht anders zu reagieren als vor dem Stock

gefangene. Sie sind jedoch viel schwerer zum Fliegen zu bewegen — oftmals erst nach langem Verweilen im Hellen — und hören damit meist sehr bald wieder auf.) Ein etwa 7 mm langes und 1 mm starkes Korkstäbchen wurde ihnen mit PALAVIT senkrecht von oben auf die Mitte des Thorax geklebt. Der Kopf der Bienen wurde durch einen Tropfen PALAVIT am Thorax festgehalten. Hin und wieder wurden einzelne Bienen im Verlauf von zwei oder drei aufeinanderfolgenden Tagen wiederholt zu Versuchen benutzt. Meist löste sich jedoch das Korkstäbchen schon nach wenigen Stunden.

Die Bienen wurden an dem ihnen aufgeklebten Korkstäbchen an einer Klammer befestigt (Abb. 1), die Teil einer Drehmoment-Meßapparatur war. Sie wurden in Normallage so gehalten, daß sich ihr Kopf in der Rotationsachse eines 20 cm weiten und 18,5 cm tiefen, senkrecht stehenden Drehzylinders 10 cm über dessen Boden befand. (Dieser Punkt ist der Bezugspunkt für in dieser Arbeit angegebene Winkelmaße, die sich auf geometrische Größen in der Versuchsanordnung beziehen.) Der Drehzylinder wurde über ein Planetengetriebe von einem Gleichstrommotor angetrieben und konnte in beiden Drehrichtungen mit Geschwindigkeiten zwischen 0,05° und 4600°/sec bewegt werden. Er trug in seinem Innern Muster aus senkrechten Streifen.

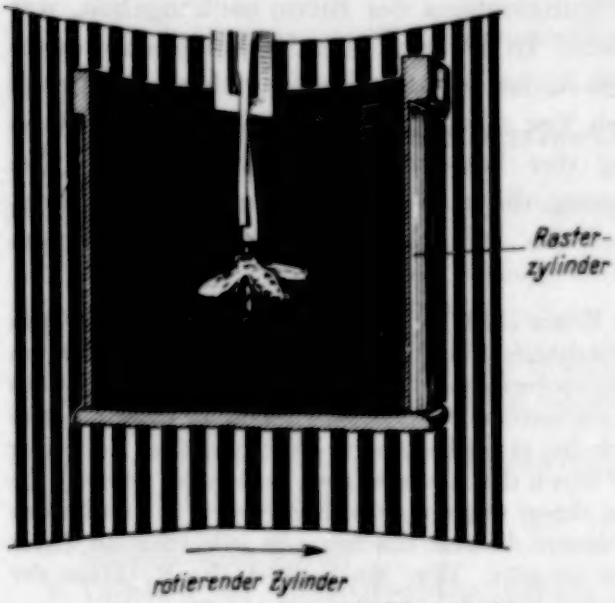


Abb. 1. Fixiert fliegende Biene in der Versuchsanordnung

Ein zentrisch fest angebrachter Glaszylinder von 64 mm Innendurchmesser und 73 mm Tiefe umgab die Biene unmittelbar. Er diente als Träger von Blenden, die den Ausblick der Biene auf den rotierenden Zylinder in der Horizontalen auf die vor ihr liegenden 180°, in der Vertikalen auf 33° nach oben und 45° nach unten beschränkten. Der Boden des rotierenden Zylinders war für die Biene nicht sichtbar. Zur Veränderung des Reizabstandes konnten in den Glaszylinder Raster eingeführt werden. Gegen direkt von oben einfallendes Licht wurde die Biene durch einen Schirm geschützt.

2. Arbeitsweise der Drehmoment-Meßapparatur

Im Doppelspulensystem (Abb. 2 und 3) waren zwei starr miteinander verbundene Spulen an Spannbändern drehbar aufgehängt. Beide konnten sich daher nur gemeinsam um die gleiche senkrechte Achse drehen. An ihrem unteren Ende war die Klammer, die zur Aufnahme des Versuchstieres diente, fest angebracht.

Die obere Spule — im folgenden Rückführspule genannt — befand sich zwischen den Polen eines Permanentmagneten. Die untere Spule — Signalspule — war von den Polen eines Hochfrequenzkernes (verlustarm ummagnetisierbares Ferritmaterial) umschlossen. Dieser Kern war teilweise von einer Induktionsspule umgeben und sammelte daher zwischen seinen Polen das magnetische Wechselfeld, das die Induktionsspule beim Durchfluß von Wechselstrom erzeugte.

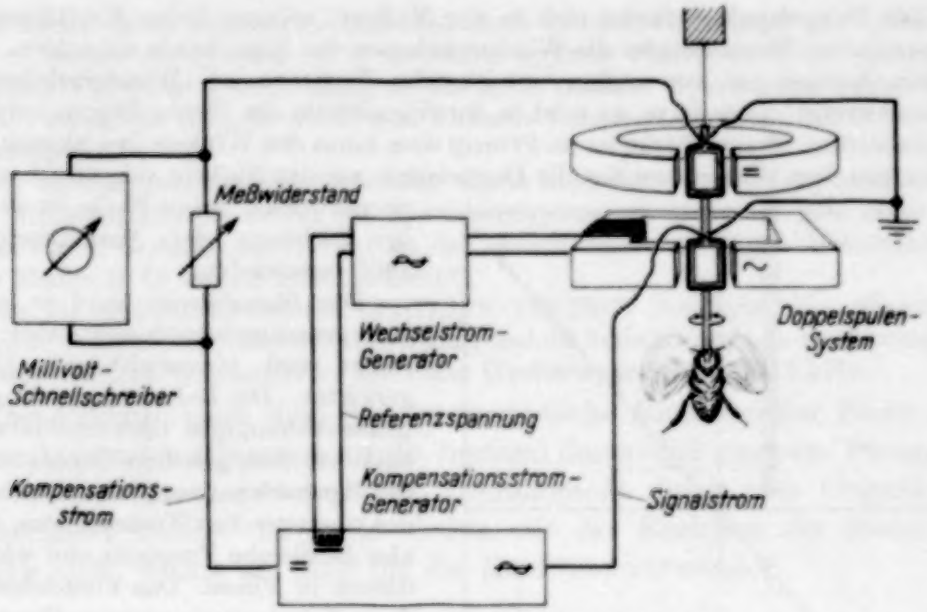


Abb. 2. Blockschaltbild der Meßanordnung

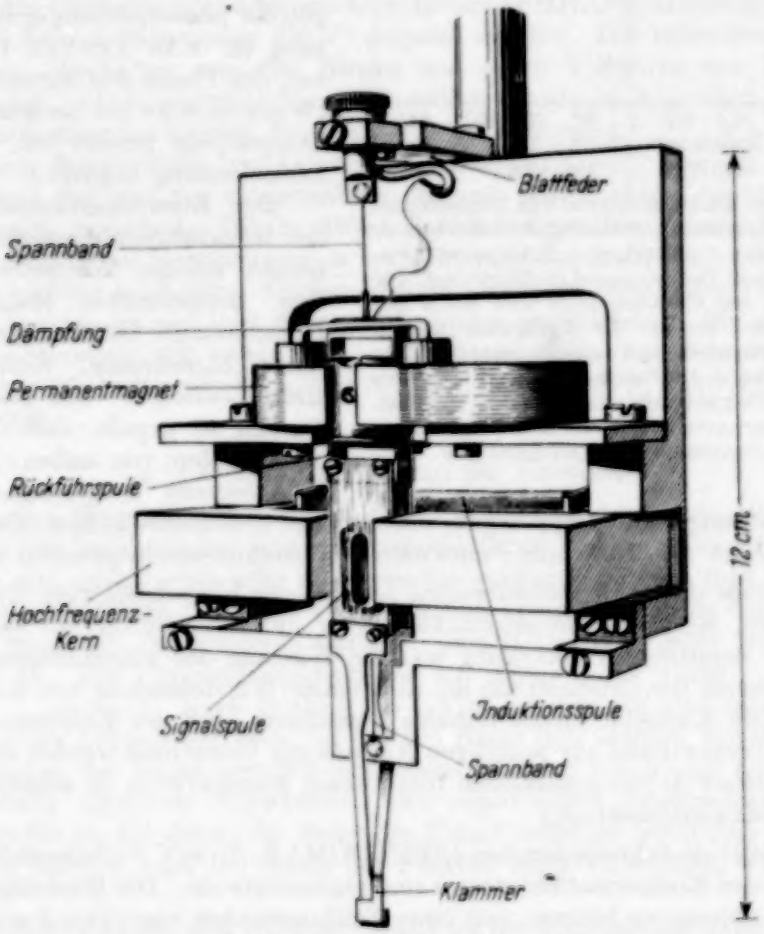


Abb. 3. Das Doppelspulen-System

Die Doppelspule befindet sich in der Nullage, solange keine Kraftlinien des magnetischen Wechselfeldes die Windungsebenen der Signalspule schneiden. Verändert dagegen ein von außen einwirkendes Drehmoment (Wendereaktion des Versuchstieres) diese Lage, so wird in der Signalspule ein Wechselstrom induziert (Signalstrom). Seine Stärke ist im Prinzip dem Sinus des Winkels, bei kleinen Auslenkungen dem Winkel, um den die Doppelspule aus der Nullage ausgelenkt wurde, proportional. Seine Phase ist je nach der Richtung der Auslenkung um 180° verschieden.

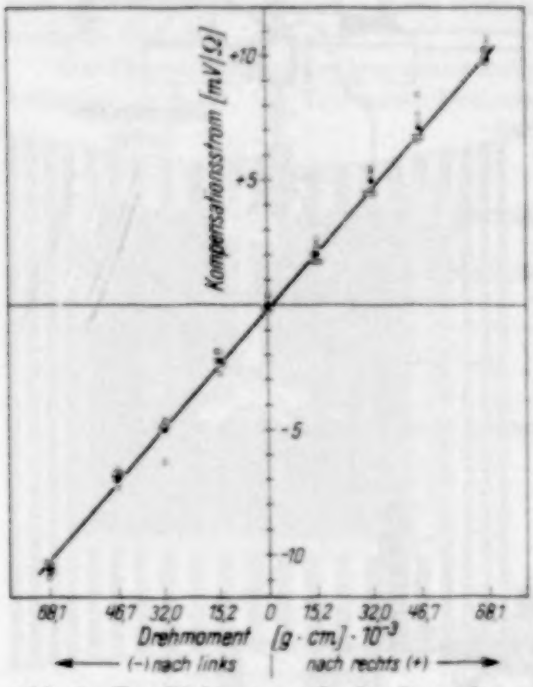


Abb. 4. Zur Eichung wurde die Doppelspule durch Drehmomente bekannter Stärke ausgelenkt. Der registrierte Kompensationsstrom war dem Drehmoment proportional. Die Steigungen der Geraden über und unter der Abszisse sind gleich: die Apparatur war in beiden Drehrichtungen gleich empfindlich. Beim stärksten Drehmoment der Eichkurve wurde die Doppelspule um etwa 1° gedreht. Die in dieser Arbeit gemessenen Reaktionen lagen innerhalb des Eichbereiches

Der Signalstrom wird in einem Kompensationsstrom-Generator verstärkt und phasenabhängig gleichgerichtet. Die Referenzspannung des phasenabhängigen Gleichrichters entstammte dem gleichen Generator wie die Wechselspannung zur Erzeugung des magnetischen Wechselfeldes, hatte also die gleiche Frequenz und war mit diesem in Phase. Das Vorzeichen des den Kompensationsstrom-Generator verlassenden Gleichstroms — des Kompensationsstroms — schlägt wegen der phasenabhängigen Gleichrichtung (s. z. B. TRUXAL 1958) jeweils mit der Phase des Signalstromes um. (Wenn es etwa bei Rechtsdrehung der Doppelspule positiv ist, wird es bei Linksdrehung negativ.)

Der Kompensationsstrom wurde der Rückführspule zugeleitet. Er erzeugte infolge Wechselwirkung mit dem permanenten Magnetfeld ein Drehmoment. Die Verbindungen zwischen Signalspule, Kompensationsstrom-Generator und Rückführspule wurden so gepolt, daß dieses Drehmoment dem von außen einwirkenden Drehmoment entgegengerichtet war. Die Auslenkungen der Doppelspule waren daher wesentlich kleiner, als sie es ohne Kompensation des von außen einwirkenden Drehmoments gewesen wären.

Die Größe der noch verbleibenden Auslenkung hing dabei vom Grad der Verstärkung im Kompensationsstrom-Generator ab. Bei der in der beschriebenen Apparatur benutzten Verstärkung war die Wirkung der Rückführspule so stark, daß die Bienen die Doppelspule bei maximaler Wendetendenz um 0,6—0,7° auslenkten. Die Kleinheit dieses Winkels garantierte, daß der Kompensationsstrom als direkt proportional zur jeweiligen Auslenkung betrachtet werden konnte. (Die im Laufe dieser Arbeit gemessenen Reaktionen überschritten im allgemeinen nicht die halbe Maximalreaktion.)

Ein Millivolt-Schnellschreiber (SPEEDOMAX, 10 mV Vollausschlag) maß die Spannung des Kompensationsstroms und registrierte sie. Die Reaktionen wurden, um genau ablesen zu können, mit einer Zeitkonstanten von etwa 3 sec registriert. Die Empfindlichkeit des Schreibers wurde zur Ausnutzung der vollen Schreib-

breite durch einen regelbaren Meßwiderstand (Stöpselwiderstand) der während einer Versuchsreihe jeweils zu erwartenden größten Reaktionsstärke angepaßt. Um ohne Umpolen sowohl negative als auch positive Spannungen messen zu können, wurde die Nullinie durch eine Batterie-Vorspannung in die Mitte des Registrierstreifens gelegt.

Der Kompensationsstrom-Generator wurde bei hoher Verstärkung (und damit hoher Empfindlichkeit) durch das Spannbandsystem zu Schwingungen angeregt. Dieses wurde deshalb durch zwei an der oberen Spule befestigte Metallfahnen, deren Enden in Öl eintauchten, gedämpft.

Ein Hochfrequenzgenerator (PHILIPS GM 2317) versorgte den phasenabhängigen Gleichrichter (Referenzspannung) und die Induktionsspule zur Erzeugung des magnetischen Wechselfeldes mit einer Wechselspannung von 12 kHz.

Das Prinzip, nach dem die optomotorische Reaktion der Biene mit dieser Apparatur gemessen wurde, bestand darin, daß das vom Versuchstier auf die Klammer ausgeübte Drehmoment durch eine Gegenkraft kompensiert wurde. Diejenige Größe, die der Reaktion der Biene die Waage hielt, wurde als Maß für die Reaktion verwendet.

3. Beleuchtung und Lichtmessung

Das Innere des Drehzylinders wurde mit sechs 100 Watt starken, 60 cm über dem Boden des Drehzylinders angebrachten Birnen (PHILIPS Attralux) bestrahlt, die mit Gleichstrom (Spannung 220 V) gespeist wurden. Die Beleuchtungsstärke konnte durch Abschalten von drei Birnen und durch Vorsetzen von Filtern erniedrigt werden. Als hitzebeständige Neutralfilter wurde dichtgewebte Drahtgaze zusammen mit einer mattierten Pyrexglasscheibe verwendet.

Die in den Streifenzylindern auftretenden Helligkeitswerte wurden mit einem Lichtmeßgerät, das eine zur eingestrahlten Energie proportionale Anzeige gab, im Zylinderinneren gemessen. Die in dieser Arbeit mitgeteilten Werte für Helligkeiten sind insofern als Relativwerte zu betrachten, als sie nicht in absoluten physikalischen Einheiten angegeben werden können. Sie sind jedoch den reflektierten Lichtenergien proportional und daher miteinander vergleichbar. Die stärkste reflektierte Lichtenergie, die unter den beschriebenen Versuchsbedingungen erzielt wurde (weißer Zeichenkarton bei voller Beleuchtung) erhielt in relativen Einheiten den Wert 1000.

4. Verhalten der Biene im Versuch

Im fixierten Flug ließen die Bienen das — gewöhnlich etwas eingekrümmte — Abdomen leicht herabhängen und spreizten die Beine mehr oder weniger weit ab. Bienen, die sich nach rechts oder links wenden wollten, änderten ihre Haltung in charakteristischer Weise (Abb. 5). Das Abdomen krümmte sich zu der Seite hin, zu der die Biene ein Drehmoment ausübte. Das Hinterbein dieser Seite spreizte sich weiter ab. Die Flügelschlagamplitude auf dieser Seite wurde — von vorn betrachtet — geringer. Nach STELLWAAG (1916) ist dies auf eine nicht so steile Schlagebene des Flügels der Seite, zu der die Biene sich wendet, zurückzuführen.

Bewegungen der Beine oder des Abdomens während des Fluges äußerten sich in einer etwas erhöhten Schwankung des registrierten Drehmomentes. Sehr starke Zappelflüge, bei denen die Beine die Flügel zeitweise berührten und so den Flügelschlag störten, oder bei denen der Flugton stark schwankte, wurden nicht ausgewertet.

HERAN (1957) zeigte, daß Anblasen von vorn die Flughaltung fixiert fliegender Bienen verbessert. Um störende Wirkungen auf die Drehmomentmessung zu

vermeiden, wurde auf eine Anströmung verzichtet. Durch Rotation des Zylinders hervorgerufene Luftbewegungen übten keine meßbare Wirkung auf die in seinem Zentrum befindliche Meßapparatur aus. Die Biene selbst war gegen solche Luftströmungen durch den feststehenden Glaszylinder geschützt.

In verschiedenen Fällen änderten die Bienen nach einigen Flügen plötzlich ihre Flughaltung (Abb. 6). Sie zogen die vorderen Beinpaare dicht an die Unterseite des Thorax und streckten das hintere Beinpaar gerade nach hinten weg. Das Abdomen wurde in die Körperlängsachse oder sogar darüber gehoben. Zuweilen

Abb. 5 a u. b. Biene, die a ein kräftiges Drehmoment nach links, b ein schwaches Drehmoment nach rechts ausübt. (Überzeichnete Photographie, Zeichnung E. FREIBERG)

Abb. 6. Biene bei der im Abschnitt A 4 beschriebenen besonderen Verhaltensweise. (Überzeichnete Photographie, Zeichnung E. FREIBERG)

wurde dabei das Duftorgan entblößt. Die Antennenschäfte näherten sich einander, so daß sich die Kniee der Antennen fast berührten. Der Flugton wurde lauter und höher. So fliegende Bienen reagierten anfangs noch auf die Richtung der Musterbewegung, wobei die Intensität der Reaktion (manchmal über mehrere Minuten) weit über das durchschnittliche Maß anstieg. Ließ man solche Bienen aber mehrmals nacheinander fliegen, so zeigten sie schließlich Wendetendenzen, die unabhängig von der Bewegungsrichtung des Musters immer nach der gleichen Seite gerichtet waren. Flugton und Abdomenhaltung erinnerten dabei an starkes Sterzeln einer Biene. Die an so fliegenden Bienen gemessenen Drehmomente wurden nicht ausgewertet.

5. Durchführung und Auswertung der Messungen

Die an der Meßapparatur befestigte Biene hielt ein Papierröllchen in den Tarsen fest. Nach Einschalten der Zylinder-Rotation wurde das Papierröllchen weggezogen. Daraufhin begann die Biene zu fliegen („tarsaler Reflex", FRAENKEL 1932). Abb. 7 gibt ein Beispiel für die dabei gemessenen Drehmomente. Der Flug wurde

durch erneutes Anbieten des Papierröllchens wieder beendet. Danach wurde die Reaktion der Biene auf den gleichen Bewegungsreiz in der Gegenrichtung gemessen.

Beim Messen von Reaktionskurven wurde der variierte Parameter nicht in fortlaufender Reihenfolge, sondern in wechselnder Richtung und in verschieden weiten Sprüngen durchlaufen. Dadurch wurde vermieden, daß zeitabhängige Änderungen der Reaktionsstärke (z. B. Folgen von Ermüdung oder allmählicher Gewöhnung an den Bewegungsreiz) die aufgenommene Reaktionskurve systematisch verfälschten. Solche Störungen verteilten sich im ganzen Reaktionsbereich und erhöhten so lediglich die Streuung.

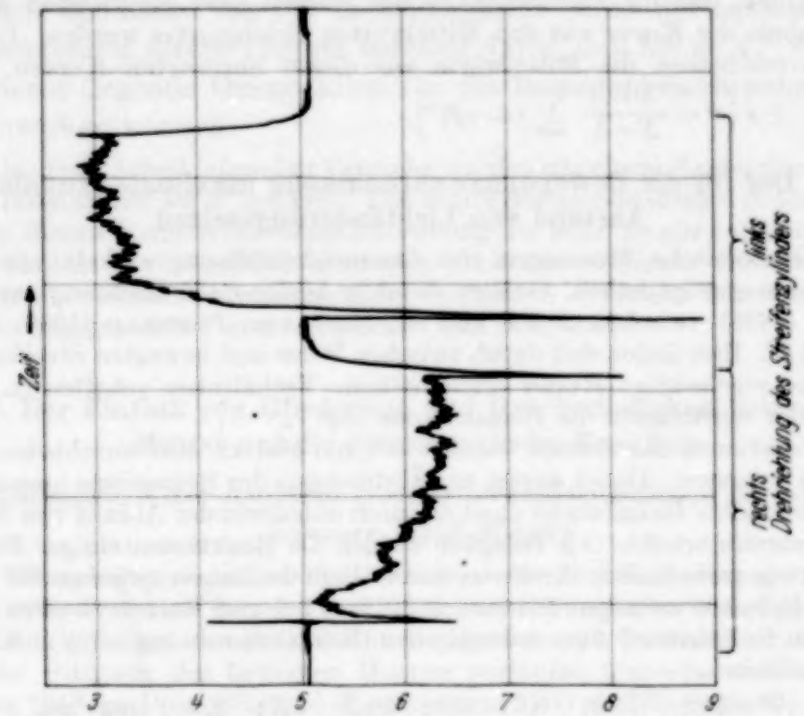


Abb. 7. Ausschnitt aus einem Registrierstreifen. Reaktionen einer Biene auf mit gleicher Geschwindigkeit erfolgende Rechts- und Linksdrehung eines Streifenzylinders. Die Nullinie verläuft bei dem Wert 5. Die Spitzen am Anfang und Ende jeder „Flugkurve" entstanden durch Wegziehen des von der Biene gehaltenen Papierröllchens und durch Anbieten desselben. Schreibrichtung von unten nach oben. Zeitlicher Abstand der Linien 30 sec

Die Lufttemperaturen im Drehzylinder betrugen während der Versuche zwischen 20 und 28° C. Sinkt die Temperatur unter 18—20° C, so werden die Bienen zunehmend flugunlustig, fliegen mit unregelmäßigem Flugton, zappeln stark oder hören nach kurzer Zeit auf zu fliegen.

Als Reaktionsmaße boten sich zur Auswertung an: das jeweils während eines Fluges erreichte höchste Drehmoment und das mittlere Drehmoment des gesamten Fluges. Zur Probe wurde eine Meßreihe (9 Punkte je sechsmal gemessen) sowohl nach dem maximalen, als auch nach dem durchschnittlichen Drehmoment ausgewertet. Der Vergleich der so gewonnenen Reaktionskurven ergab für beide praktisch die gleiche Form; die Reaktionskurve aus den maximalen Drehmomenten war lediglich um einen multiplikativen Faktor (1,75) höher. Der einfacheren Auswertung wegen wurde das *maximale Drehmoment* als Reaktionsmaß gewählt.

Der Mittelwert zwischen den bei Rechts- und Linksreiz gemessenen höchsten Drehmomenten ist die in den Ergebnissen als Reaktion bezeichnete Größe. (Diese Mittelung glich Unterschiede der Drehmomente nach rechts und links aus, die auf

einer der Biene eigenen Asymmetrie und auf nicht völlig zentrischem Befestigen der Biene an der Meßapparatur beruhen konnten.) Reaktionen in Richtung der objektiven Musterbewegung wurden als positiv, entgegen dieser Richtung als negativ bezeichnet.

Ausgewertet wurden bei der Ermittlung von Reaktionskurven nur die Messungen an möglichst ruhig und oft fliegenden Bienen, an denen der ganze Reaktionsverlauf aufgenommen werden konnte. Die Reaktionskurve jeder Biene wurde auf die Kurve aus den Mittelwerten aller Messungen der gleichen Art normiert. Das heißt, jede Kurve wurde mit einem bestimmten Faktor multipliziert, der sich so errechnen ließ, daß die Flächeninhalte der Kurven über der gleichen Basis dem Flächeninhalt der Kurve aus den Mittelwerten gleichgesetzt wurden. In den Ergebnissen erscheinen die Mittelwerte aus diesen normierten Kurven und ihre Streuung $\pm s \left(s^2 = \frac{1}{N-1} \sum (x - \bar{x})^2\right)$.

B. Der für die Bewegungswahrnehmung maximale räumliche Abstand von Lichtänderungsreizen

Wie anatomische Messungen des Ommatidienöffnungswinkels von Bienenarbeiterinnen gezeigt haben, variiert dieser in horizontaler Richtung nach BAUMGÄRTNER (1928) zwischen 2° 40′ und 4°, nach DEL PORTILLO (1936) zwischen 2° 30′ und 3°. Hier ließen sich durch zwischen Biene und bewegten Streifenzylinder eingeführte regelmäßige Raster übersichtliche Verhältnisse schaffen (s. Abb. 1). Diese Raster bestimmten die Reizabstände $\Delta\varphi$.

Die Reaktionen der Bienen wurden bei von Mal zu Mal verschiedenen Reizabständen gemessen. Dabei wurde, um Änderungen der Reizsumme auszugleichen, mit zunehmendem Reizabstand (und dadurch abnehmender Anzahl von Schlitzen) die Schlitzbreite erhöht. Als Beispiele werden die Reaktionen einiger Bienen auf die Bewegung periodischer Streifenzylinder (Periodenlängen zwischen 30° und 80°, Geschwindigkeiten zwischen 101 und 3060°/sec) bei vier Rasterzylindern mit verschiedenem Reizabstand $\Delta\varphi$ wiedergegeben (Reaktionen in mg · cm, in Klammern die Schlitzbreite).

7° (0,5°):	15,3;	6,6;	6,0;	15,3;	1,2;	2,6		mg · cm
8° (0,7°):	0;	0;	0;	4,6;	0;	−1,2;	0; 0	mg · cm
10° (0,7°):	0;	0;	0;	0;	−0,3;	−0,6		mg · cm
14° (1,0°):	0;	0;	0;	0;	0			mg · cm

Streifenzylinder, die bis zu einem Reizabstand von $\Delta\varphi = 7°$ starke Wendereaktionen hervorgerufen hatten, blieben von 8° an wirkungslos. Die zwischen 7° und 8° liegende scharfe Grenze für die Bewegungswahrnehmung entspricht etwa dem Dreifachen des mittleren morphologischen Ommatidienöffnungswinkels (in horizontaler Richtung). Ein entsprechendes Ergebnis fand HASSENSTEIN (1951) an *Chlorophanus*.

Die Winkelsumme der Öffnungen, durch welche den Bienen bewegte Muster sichtbar waren, war bei den Rastern mit $\Delta\varphi = 7°$ und $\Delta\varphi = 14°$ gleich. (Die Zahl der Öffnungen verminderte sich zwar um die Hälfte, ihre Breite wurde jedoch auf das Doppelte erhöht.) Die verschiedene Aufteilung dieser Winkelsumme bewirkte demnach den starken Unterschied in den Reaktionen. Wäre jedes Ommatidium in kleinere Rezeptoreinheiten unterteilt, die für eine Bewegungswahrnehmung zusammenwirken können, so hätten im zweiten Fall ebenfalls Reaktionen

auftreten sollen, zumal ja das Gesichtsfeld jedes Ommatidiums vergrößert worden war. Die Biene reagierte jedoch erst dann auf die Musterbewegung, als miteinander für die Bewegungswahrnehmung funktionell in Verbindung stehende Ommatidien diese Musterbewegung geboten bekamen.

Das Ergebnis der Experimente dieses Abschnittes widerlegt die von Hecht und Wolf (1929) aufgestellte Theorie über die Abhängigkeit der Sehschärfe der Biene von der Lichtintensität. Eine der entscheidenden Voraussetzungen dieser Theorie bestand darin, daß bis zu 47° voneinander entfernt liegende Ommatidien für die Bewegungswahrnehmung zusammenwirken können.

Alle in dieser Arbeit folgenden Versuche wurden mit einem Raster durchgeführt, das den Reizabstand auf 5° festlegte. Die Breite der durchsichtigen Schlitze betrug 0,5°. Die Bienen konnten bei dieser Anordnung der Schlitze nur auf Reizkombinationen zwischen 5° voneinander entfernten Schlitzen reagieren. Die nächsthöhere Kombination zwischen 10° voneinander entfernten Schlitzen werteten sie nach dem oben angegebenen Versuchsergebnis nicht mehr aus.

C. Der Einfluß von Gliederung und Geschwindigkeit bewegter Muster auf die optomotorische Reaktion

1. Abhängigkeit der Reaktion von der Grundwellenlänge periodischer Schwarz-Weiß-Muster

Die Bewegung periodischer Streifenmuster vor dem Komplexauge kann nach Hertz (1934) in diesem Folgen von Helligkeitsänderungen hervorrufen, die — abhängig vom Verhältnis der Periodizität des Musters zum Ommatidienraster — entgegen der Richtung des bewegten Musters verlaufen (experimenteller Nachweis v. Gavel 1940 an *Drosophila* und Hassenstein 1950 an *Chlorophanus*). Im unten beschriebenen Experiment traten solche Wechselwirkungen nicht zwischen periodischem Muster und Ommatidienraster auf, sondern zwischen periodischem Muster und künstlichem Raster, das sich zwischen Muster und Komplexauge befand und den Reizabstand auf 5° festlegte. Dadurch sollten Auswirkungen der Unregelmäßigkeit des Ommatidienrasters, möglicher Überlappung der Sehfelder und der Zusammenarbeit von Ommatidien verschiedenen Abstandes ausgeschlossen werden.

Es wurden Streifenzylinder aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen bewegt und ihre Grundwellenlänge λ (= Breite eines schwarzen + Breite eines weißen Streifens) variiert. Als Winkelgeschwindigkeit wurde $w = 198°/\text{sec}$ gewählt, da diese nach den Erfahrungen der Vorversuche maximale Reaktionen erwarten ließ.

Das Ergebnis des Versuches gibt Abb. 8 wieder. Die Reaktionskurve steigt von großen λ her etwas an, erreicht ein positives Maximum bei $\lambda = 20°$, fällt sodann steil ab und schneidet die Nullinie kurz unterhalb $\lambda = 10°$. Die stärkste gemessene negative Reaktion liegt bei $\lambda = 6{,}7°$ mit einer gegenüber dem positiven Maximum nur halb so starken Reaktion. Bei $\lambda = 5°$ trifft die Kurve wieder die Nullinie.

Die periodischen Helligkeitsänderungen treffen die in der Bewegungsrichtung aufeinander folgenden Ommatidien (wegen deren räumlichen

Abstandes) unter einer Phasenverschiebung. In Abb. 9 ist die Beziehung zwischen zusammenwirkenden Ommatidien und bewegtem Streifenmuster in obigem Versuch schematisch dargestellt.

Helligkeitsverteilungen verschiedener Grundwellenlänge werden von zwei Ommatidien durch Rasteröffnungen betrachtet, die den Abstand $\Delta\varphi$ besitzen. Die zeitlichen Änderungen der Helligkeitsverteilungen treffen die beiden Ommatidien A und B daher immer unter einer Phasenverschiebung Ψ, die abhängt vom Verhältnis

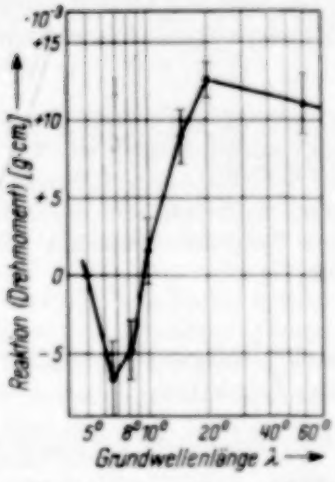


Abb. 8. Reaktionen auf die Bewegung periodischer Muster mit verschiedener Grundwellenlänge λ bei konstanter Winkelgeschwindigkeit. Reizabstand $\Delta\varphi = 5°$. (Mittelwerte aus vier Einzelkurven)

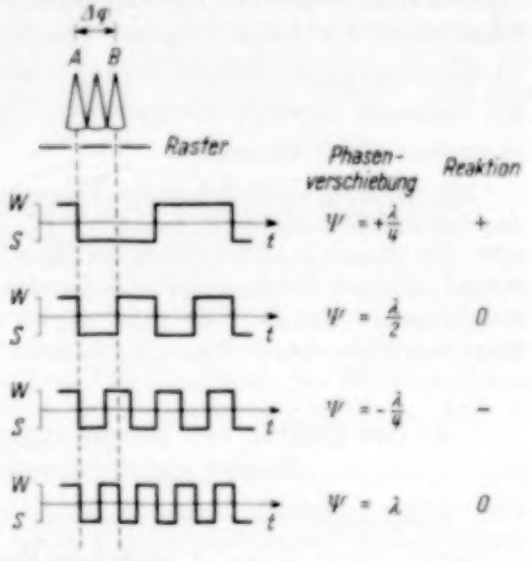


Abb. 9. Schematische Darstellung zeitlicher Helligkeitsverläufe vor den Ommatidien A und B, die durch die Öffnungen eines Rasters blicken. *W* „Weiß", *S* „Schwarz" der Helligkeitsverteilung. *t* Zeitachse

$\Delta\varphi/\lambda$. In den Versuchen blieb $\Delta\varphi$ konstant (5°). Die Phasenverschiebung wird in Bruchteilen der jeweils dargebotenen Grundwellenlänge λ ausgedrückt. Wird die Phase in A gegenüber B betrachtet, so kann sie in A maximal um $\lambda/2$ vorauseilen (+) oder nacheilen (—).

Eilt die Phase der Helligkeitsänderung in A vor, so folgt die Reaktion der Bewegungsrichtung des Streifenmusters (Reaktion +). Eilt die Phase in A nach, so reagiert die Biene entgegen der Bewegungsrichtung des Streifenmusters (Reaktion —). Die Phasenverschiebung an der Stelle des positiven Maximums der Reaktionskurve läßt sich aus $\Delta\varphi = 5°$ und $\lambda = 20°$ zu $+\lambda/4$, an der Stelle des negativen Maximums aus $\Delta\varphi = 5°$ und $\lambda = 6{,}7°$ zu $3\lambda/4$, bzw. (da in A betrachtet wird) zu $-\lambda/4$ bestimmen. Ist die Phasenverschiebung ein ganzzahliges Vielfaches von $\lambda/2$, tritt also im Komplexauge keine gerichtete Bewegung auf, so ist die Reaktion Null.

Dieser Versuch zeigt nicht nur, daß bei Variation der Grundwellenlänge eines periodischen Musters an spezifischen Stellen die Reaktion Null und eine Änderung des Vorzeichens der Reaktion hervorgerufen werden, sondern auch, daß maximale Reaktionen etwa bei einem Betrag

$\lambda/4$ der Phasenverschiebung liegen, die zwischen periodischen Helligkeitsänderungen in zusammenwirkenden Ommatidien besteht. Der quantitative Unterschied zwischen positiver und negativer Maximalreaktion kann aus den oben angestellten Überlegungen noch nicht erklärt werden. Die Experimente des folgenden Abschnittes werden dazu weitere Aussagen machen.

2. Variation der Rotationsgeschwindigkeit periodischer Schwarz-Weiß-Muster unterschiedlicher Grundwellenlänge

Sowohl die Versuche von MITTELSTAEDT (1951) an *Eristalis*, als auch die von v. BUDDENBROCK und MOLLER-RACKE (1954) an *Calandra oryzae* bewiesen quantitativ ein Ansteigen der optomotorischen Reaktion mit der Winkelgeschwindigkeit rotierender Streifenzylinder. Maximale Reaktionen wurden in diesen Versuchen nicht erreicht. Vollständige Reaktionskurven hat bisher nur HASSENSTEIN (1958 und 1959) an *Chlorophanus* gemessen. Diese Reaktionskurven auf verschieden schnelle Bewegung von Mustern zeigten übereinstimmend die Merkmale der Eingipfligkeit, logarithmischen Anstieges und logarithmischen Abstieges. Experimentell ungeklärt blieb bisher die Beobachtung älterer Autoren (GAFFRON 1934 an Fliegen und HERTZ 1934 an Bienen), daß die Geschwindigkeit, bei der stärkste Reaktionen erreicht werden, sich mit dem Maß der Gliederung periodischer Streifenzylinder ändert. GAFFRON stellte beim Vergleich der Streifenanzahl zweier Muster aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen mit der Geschwindigkeit, bei der sie optimale Reaktionen auf jedes erhielt, fest, daß die optimale Drehgeschwindigkeit in reziprokem Verhältnis zur Konturenzahl des Musters steht. Die folgenden Versuche sollten klären, an welcher Stelle das Geschwindigkeitsoptimum liegt und welche quantitativen Beziehungen zwischen der Gliederung und der Geschwindigkeit eines bewegten periodischen Musters bestehen.

Für diese Experimente verwandte ich drei der im vorangegangenen Experiment benutzten Streifenzylinder mit den Grundwellenlängen $\lambda = 60^0$, $\lambda = 20^0$, $\lambda = 6{,}7^0$ und dazu einen weiteren mit $\lambda = 2{,}95^0$. Jeden Streifenzylinder bot ich bei neun bis zehn verschiedenen Winkelgeschwindigkeiten w, die sich jeweils um den Faktor 2 unterschieden.

Die Reaktionen der Bienen auf die vier Zylinder sind in Abb. 10 über einer logarithmischen Geschwindigkeitsskala aufgetragen. Die Kurven ähneln einander im Verlauf. Sie beginnen bei sehr geringen Geschwindigkeiten langsam anzusteigen, verlaufen in einem großen Bereich ihres Anstieges annähernd logarithmisch (wegen logarithmischer Abszisse linear) und erreichen ein Maximum. Danach fallen sie steiler, als sie angestiegen sind, und nähern sich bei hohen Geschwindigkeiten allmählich wieder der Nullinie.

Die Kurven unterscheiden sich in ihrer absoluten Lage auf der Geschwindigkeitsskala. Mit größerer Grundwellenlänge des Streifenmusters verschieben sie sich zu höheren Geschwindigkeiten. Um die am Anfang dieses Abschnittes zitierte Beobachtung GAFFRONS zu prüfen, wurden die Kurven reziprok zu ihrer Grundwellenlänge auf der Geschwindigkeitsskala verlagert, also w/λ an Stelle von w auf der Abszisse aufgetragen, und auf gleichen Flächeninhalt und gleiches Vorzeichen

normiert. Wie Abb. 11 zeigt, fallen die vier Kurven — innerhalb der experimentellen Streubreite — zusammen; sie besitzen alle den gleichen Verlauf. Die Reziprozität von w und λ gilt somit nicht nur im Bereich der Maximalreaktion, sondern auch im gesamten übrigen Geschwindigkeitsbereich. Winkelgeschwindigkeit w und Grundwellenlänge λ beeinflussen danach nicht getrennt voneinander, sondern im Verhältnis zu-

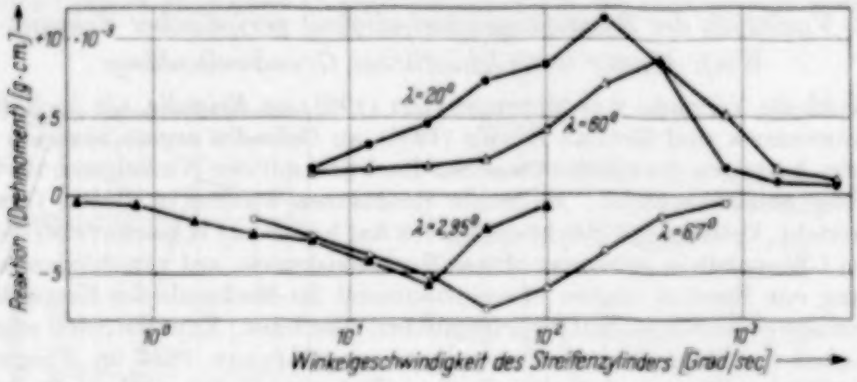


Abb. 10. Abhängigkeit der Reaktion von der Winkelgeschwindigkeit bei vier periodischen Streifenmustern verschiedener Grundwellenlänge. (○ und ●: Mittelwerte aus je vier, △ und ▲: aus je drei Einzelkurven)

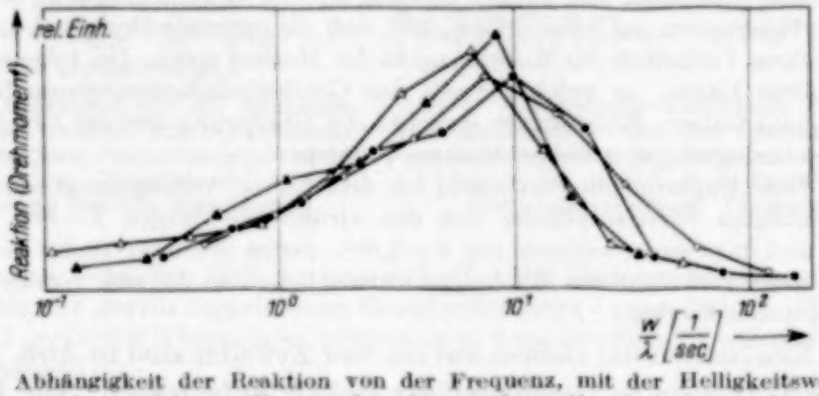


Abb. 11. Abhängigkeit der Reaktion von der Frequenz, mit der Helligkeitswechsel in jedem Ommatidium erfolgen. (Kurven der Abb. 10 über w/λ aufgetragen und auf gleiches Vorzeichen und gleichen Flächeninhalt normiert)

einander als w/λ die Reaktionsstärke. w/λ gibt an, mit welcher Frequenz Helligkeitswechsel vor jedem Ommatidium erfolgen. Die Beobachtung GAFFRONS beruhte also darauf, daß die Stärke der optomotorischen Reaktion auf die Bewegung eines Zylinders aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen von der Frequenz der dargebotenen Helligkeitswechsel abbängt und mit variierender Frequenz ein Maximum durchläuft.

Im Versuch des Abschnittes C 1 riefen verschiedene Streifenzylinder je nach ihrer Grundwellenlänge Reaktionen verschiedenen Vorzeichens hervor. Aus den Experimenten des vorliegenden Abschnittes wird deutlich, daß das Vorzeichen der Reaktionen auf einen gegebenen Streifen-

zylinder bei sämtlichen Geschwindigkeiten gleich bleibt, also unabhängig von der Geschwindigkeit ist; es folgt allein aus dem geometrischen Verhältnis zwischen Reizabstand $\Delta\varphi$ und Grundwellenlänge λ. Dieses Verhältnis $\Delta\varphi/\lambda$ bestimmt zugleich die Phasenverschiebung, unter der eine äquidistant periodische Helligkeitsverteilung in benachbarten Ommatidien wahrgenommen wird, und beeinflußt damit die Reaktionsstärke.

Nach dem Ergebnis dieser beiden Abschnitte hängt die Reaktion der Biene auf die Bewegung von Streifenzylindern aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen von zwei Faktoren ab. Der eine ist die durch $\Delta\varphi/\lambda$ gekennzeichnete Phasenverschiebung; aus ihr folgt Richtung und Stärke der Reaktion. Der zweite ist die aus w/λ sich ergebende Frequenz der Helligkeitswechsel; sie wirkt sich lediglich auf die Reaktionsstärke aus und zwar nach der in Abb. 11 dargestellten Funktion. Jeder der beiden Faktoren kann unabhängig vom andern die Reaktion zu Null werden lassen (z. B. $\Delta\varphi/\lambda$ beim Wert 1/2 oder w/λ bei den Werten 0 und ∞). Die Reaktion erreicht maximale Stärke, wenn beide Faktoren den maximalen Beitrag liefern ($\Delta\varphi/\lambda$ beim Wert 1/4, w/λ bei etwa 8 Hz).

Nach der Aussage des vorigen Absatzes müßten die beiden Reaktionskurven $\lambda = 20^0$ und $\lambda = 6{,}7^0$ (Abb. 10) gleich hohe Amplituden besitzen. In beiden Fällen ist der Betrag der Phasenverschiebung $\lambda/4$, die Reaktion müßte bei gleichem w/λ gleich stark sein. (Das mit einer bestimmten Geschwindigkeit nach rechts bewegte Muster mit $\lambda = 20^0$ sollte die gleiche Wirkung hervorrufen wie das mit $^1/_3$ dieser Geschwindigkeit nach links bewegte Muster mit $\lambda = 6{,}7^0$. Denn in beiden Fällen benötigen gleiche Helligkeitsänderungen die gleiche Zeit, um von einem Ommatidium in das andere zu gelangen.) Wie die Abb. 10 zeigt ist dies nicht der Fall: die Maximalreaktion auf das Muster mit der größeren Grundwellenlänge ist um den Faktor 1,5 stärker als die Maximalreaktion auf das Muster mit der kleineren Grundwellenlänge. Die Ursache für die verschiedene Amplitude beider Reaktionskurven muß in der Grundeigenschaft eines Ommatidiums gesucht werden, über die in seinem Sehfeld liegende Helligkeitsverteilung zu mitteln. Eine vor dem Ommatidium vorbeistreichende Kontur ruft daher — sofern das Sehfeld nicht unendlich klein ist — keinen plötzlichen, sondern einen stetigen Helligkeitswechsel hervor. Die „Steilheit" des Helligkeitswechsels hängt dabei ab von der Breite des Sehfeldes (im Experiment 0,5°) und von der Geschwindigkeit, mit der die Kontur vorbeizieht. Da vergleichbare Reaktionen auf den Streifenzylinder mit $\lambda = 6{,}7^0$ gegenüber denen auf den Streifenzylinder mit $\lambda = 20^0$ bei dreimal niedrigeren Geschwindigkeiten zustande kamen (w/λ = konstant!), dauerte der Übergang von einem Helligkeitswert zum andern immer dreimal so lange. Das Experiment des folgenden Abschnittes wird zeigen, daß ein flacherer Übergang zwischen aufeinanderfolgenden Helligkeitswerten tatsächlich zu geringeren Reaktionen führt.

3. Reaktionen auf einen Streifenzylinder mit sinusförmigem Helligkeitswechsel

Der sinusförmige Helligkeitswechsel wurde durch eine Treppenfunktion aus 1° breiten Graustreifen angenähert, da ein Muster mit völlig kontinuierlich wechselnder Helligkeit schwer zu verwirklichen ist. Die extremen Helligkeitswerte

entsprachen denen der bisher verwendeten Streifenzylinder. Die Periode des Sinus betrug 20°.

Die untere Kurve der Abb. 12 gibt die Reaktionen der Bienen auf diesen Streifenzylinder bei verschiedenen Geschwindigkeiten wieder. Zum Vergleich wurde die Reaktionskurve aus Abb. 10, die mit einem Streifenzylinder mit rechteckigem Helligkeitsverlauf gleicher Grundwellenlänge gewonnen wurde, dazugezeichnet. Der Vergleich ergibt für beide Kurven annähernd gleiche Form und gleiche Lage auf der Geschwindigkeitsskala, jedoch für die Reaktionskurve auf sinusförmigen Helligkeitswechsel eine um den Faktor 2,2 kleinere Amplitude gegenüber der Reaktionskurve auf rechteckigen Helligkeitswechsel.

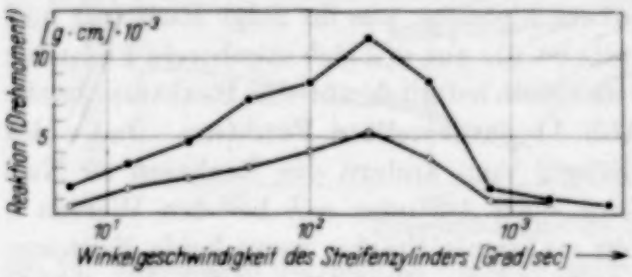


Abb. 12. Offene Kreise: Reaktionen auf ein Muster mit sinusförmigem Helligkeitsverlauf (Mittelwerte aus fünf Einzelkurven). Volle Kreise: Reaktionen auf ein Muster mit rechteckigem Helligkeitsverlauf (Mittelwerte aus vier Einzelkurven). Grundwellenlänge λ in beiden Fällen 20°

Der rechteckige Helligkeitsverlauf unterscheidet sich vom sinusförmigen darin, daß er neben der beiden Funktionen gemeinsamen Grundwellenlänge zusätzlich schnellere — unter der Betrachtungsweise der Fourier-Zerlegung[1] — höherfrequente Helligkeitswechsel enthält. Die Amplitude der ersten Fourier-Komponente des rechteckigen Helligkeitsverlaufes ist um den Faktor $4/\pi$ größer als die des sinusförmigen Helligkeitsverlaufes. Nach dem Ergebnis eines späteren Experimentes (D 1) — annähernd quadratischer Anstieg der Reaktion bei linearem Anstieg der Amplitude einer Helligkeitsverteilung — ist die Reaktion auf diese Komponente proportional dem Quadrat ihrer Amplitude, also um den Faktor $16/\pi^2 = 1{,}62$ stärker als die Reaktion auf die sinusförmige Helligkeitsverteilung. Damit läßt sich der experimentell gefundene Unterschied zwischen Reaktion auf sinusförmige und rechteckige Helligkeitsverteilung erst zu einem Teil erklären. Die höherfrequenten Fourier-Komponenten müssen zusätzlich zur Verstärkung der Reaktion beigetragen haben. Ihr Beitrag läßt sich jedoch nicht einfach als die Summe der Reaktionen, wie sie jede für sich allein hervorgebracht hätte, beschreiben. Dazu wären einmal die Beiträge der ein-

[1] Im Sinne der Fourier-Zerlegung kann jede Funktion als eine Summe von Sinusschwingungen verschiedener Frequenz, Amplitude und Anfangsphase aufgefaßt werden. Eine äquidistante Rechteckfunktion z. B. setzt sich, wenn S ihre Amplitude und $\omega_1 t$ ihre Frequenz ist, zusammen aus den Sinusfunktionen $4S/\pi \cdot \sin\omega_1 t + 4S/3\pi \cdot \sin 3\omega_1 t + 4S/5\pi \cdot \sin 5\omega_1 t \ldots$ (eine anschauliche Darstellung gibt z. B. KÜPFMÜLLER 1949). Die Phase ist an den Sprungstellen der äquidistanten Rechteckfunktion für alle Fourier-Komponenten die gleiche.

zelnen Komponenten zu klein (unter Berücksichtigung des Ergebnisses von D 2 wäre der Beitrag der höheren Fourier-Komponenten nur $^1/_9$, $^1/_{25}$, $^1/_{49}$ ... dessen der ersten), außerdem müßten sie nach Abschnitt C 1 zum Teil mit negativem Vorzeichen summiert werden, würden also zum Teil die Reaktion schwächen. Die annähernd gleiche Form und Lage der beiden Reaktionskurven in Abb. 12 spricht vielmehr dafür, daß die höherfrequenten Anteile, die die „Kante" im rechteckigen Helligkeitsverlauf bilden, die Reaktion auf die Grundwellenlänge verstärkt haben.

4. Überlagerung zweier Helligkeitsfunktionen verschiedener Grundwellenlänge

Bisher wurden stets Muster mit *einer* bestimmten Grundwellenlänge bei verschiedenen Geschwindigkeiten geboten. Was geschieht nun, wenn ein Muster bewegt wird, das durch die Überlagerung *zweier* Helligkeitsfunktionen verschiedener Grundwellenlänge gebildet wurde? Wodurch wird dann das Vorzeichen der Reaktion, wodurch die Lage auf der Geschwindigkeitsskala determiniert?

Wird zu einer äquidistant rechteckigen Helligkeitsfunktion mit der Grundwellenlänge $\lambda = 60^0$ eine zweite zwischen den gleichen Helligkeitswerten variierende Funktion der neunmal kleineren Grundwellenlänge $\lambda = 6{,}7^0$ hinzuaddiert, so entsteht eine Helligkeitsfunktion, wie sie — übersetzt in ein Streifenmuster — in Abb. 13 dargestellt ist.

Die ausgezogenen Kurven der Abb. 14 zeigen die Reaktionen dreier Bienen auf dieses mit sechs verschiedenen Geschwindigkeiten bewegte Muster. Bei niedrigen Geschwindigkeiten lagen die Reaktionen im negativen Bereich (Gegenreaktionen), bei hohen Geschwindigkeiten im positiven Bereich (Mitreaktionen). Man könnte daraus schließen, die im zusammengesetzten Muster enthaltenen Teilmuster hätten sich je nach Geschwindigkeit mehr oder weniger stark durchgesetzt, weil die Reaktionen auf jedes Teilmuster addiert wurden.

Um dies nachzuprüfen, addierte ich die Reaktionskurven, die bei variabler Geschwindigkeit auf jede der Komponenten des zusammengesetzten Musters allein zustandegekommen waren (Abb. 10, $\lambda = 6{,}7^0$ und $\lambda = 60^0$). Dabei mußte berücksichtigt werden, daß das Muster der Abb. 13 nicht unmittelbar die Superposition der beiden Helligkeitsfunktionen wiedergibt, die in Abschnitt C 2 (mit den genannten Grundwellenlängen) geboten wurden. Denn die durch Superposition entstandene Funktion variierte zwischen den selben Helligkeitswerten, wie sie in jeder dieser Teilfunktionen auftraten. Sie kann jedoch beschrieben werden als die Summe der in Abschnitt C 2 gebotenen Helligkeitsfunktionen mit den Grundwellenlängen $\lambda = 60^0$ und $\lambda = 6{,}7^0$, deren Helligkeitswerte, und damit auch der in ihnen auftretende Helligkeitsunterschied, zuvor auf die Hälfte reduziert worden waren. Wegen der Halbierung der Amplituden der Teilmuster mußten — nach dem Ergebnis des Abschnittes D 1 — die darauf erfolgten Reaktionen auf ein Viertel herabgesetzt werden. Die gestrichelte Kurve der Abb. 14 gibt die Summe der in Abb. 10 dargestellten Kurven $\lambda = 60^0$ und $\lambda = 6{,}7^0$ multipliziert mit $^1/_4$ wieder.

Die mit dem zusammengesetzten Muster gewonnenen Reaktionskurven weichen erheblich von der Summenkurve ab. Bei den beiden

langsamsten Geschwindigkeiten ist die mittlere gemessene Reaktion um den Faktor 2 und 1,6 stärker, als die Summenkurve angibt. Bei der Winkelgeschwindigkeit 101°/sec ist der Mittelwert der gemessenen Reaktionen positiv, während der entsprechende Punkt der Summenkurve im

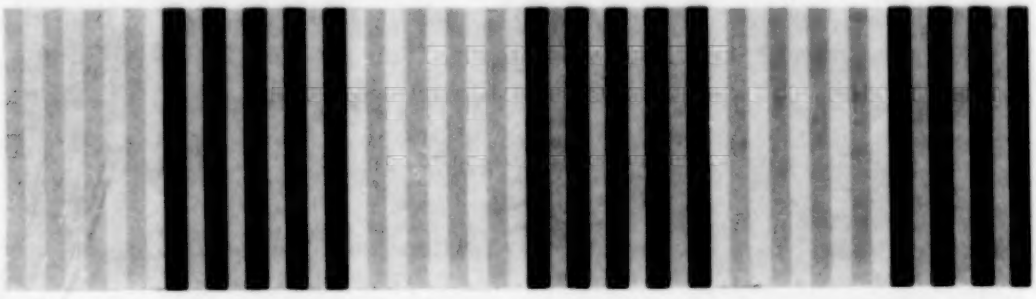


Abb. 13. Ausschnitt aus einem Streifenmuster, das durch Überlagerung zweier rechteckiger Helligkeitsverläufe gleicher Amplitude und einem Verhältnis der Grundwellenlängen von 1 :9 entstanden ist

negativen Bereich der Reaktion liegt. Die folgenden positiven Reaktionen liegen im Mittel jeweils um den Faktor 6; 2,6 und 2 über der Summenkurve.

Die gemessenen Reaktionen sind nicht nur insgesamt stärker als die theoretische Überlegung erwarten ließ, sondern darüber hinaus in dem Geschwindigkeitsbereich, in dem vor allem das Teilmuster mit der größeren Grundwellenlänge wirksam ist, mehr verstärkt als im Geschwindigkeitsbereich des Teilmusters mit der kleineren Grundwellenlänge. Die Reaktionskurven lassen sich nicht durch einen multiplikativen Faktor in die theoretisch gewonnene Kurve überführen. Die Annahme einer einfachen Summation der von den Teilmustern erzeugten Beiträge zur Reaktion erweist sich auch in diesem Experiment als nicht ausreichend zur Erklärung des Ergebnisses. Vielmehr scheint eine *Wechselwirkung* zwischen den im zusammengesetzten Muster enthaltenen Komponenten bei der Auswertung der Bewegungsreize aufzutreten, die — ähnlich wie in dem Experiment des Abschnittes C 3 — vor allem die Wirkung der Komponente mit der größeren Grundwellenlänge verstärkt hat und so zum relativen Überwiegen der positiven Reaktionen über die negativen führte.

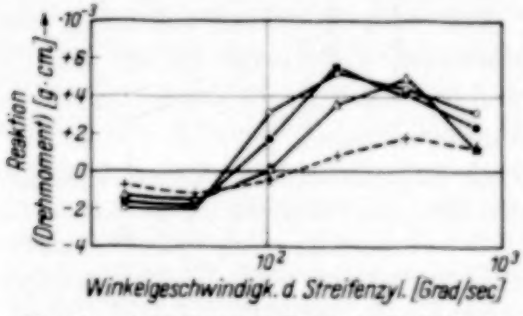


Abb. 14. Ausgezogene Kurven: Reaktionen dreier Bienen auf das Muster der Abb. 13. Gestrichelte Kurve: Summe der Kurven $\lambda = 60°$ und $\lambda = 6{,}7°$ der Abb. 10 multipliziert mit $^1/_4$

5. Reaktionen auf die Bewegung eines Musters mit statistisch zufällig verteilten Helligkeitswerten

Im Freien fliegende Bienen dürften nur selten Helligkeitsverteilungen begegnen, die an Kontrast und Regelmäßigkeit denen entsprechen, die in den Streifenzylindern der bisherigen Experimente enthalten waren. Eine Annäherung an im Freien auftretende Helligkeitsverteilungen sollte im folgenden Experiment durch eine größere Zahl verschiedener Helligkeitswerte im Streifenmuster erreicht werden. Um nach Möglichkeit auszuschließen, daß vor allem im Muster enthaltene Figuren die Bewegungsperzeption bestimmten, wurde ein Streifenzylinder hergestellt, in dem die Helligkeitswerte nicht nach bestimmten Prinzipien geordnet, sondern statistisch zufällig verteilt waren. Die Frage war: Werden durch die Bewegung eines solchen Streifenzylinders Reaktionen hervorgerufen, die mit bisher gemessenen vergleichbar sind? (Die Anregung, mit solchen Mustern das Bewegungssehen von Insekten zu prüfen, geht zurück auf REICHARDT 1957.)

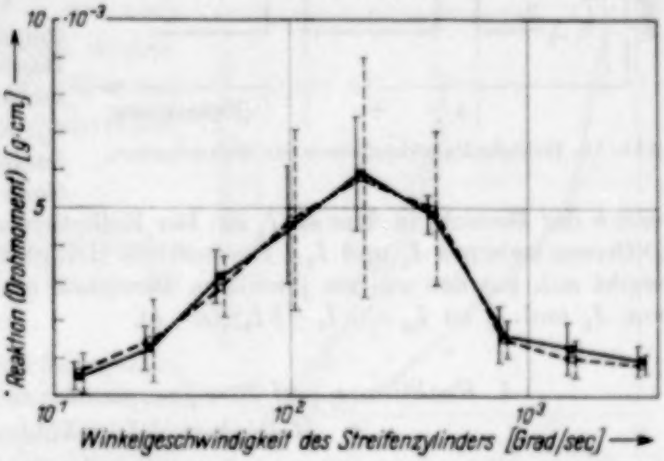


Abb. 15. Reaktionen auf verschiedene Winkelgeschwindigkeit eines Streifenzylinders mit statistisch zufälliger Helligkeitsverteilung. Niedrige Beleuchtungsstärke. (Ausgezogene Kurve: Mittelwerte der in Abb. 23 dargestellten, normierten Reaktionskurven einzelner Bienen. Gestrichelte Kurve: Mittelwerte der gleichen Reaktionskurven vor der Normierung. Siehe dazu Abschnitt E)

Die zehn im Streifenmuster enthaltenen Helligkeitswerte, die den Bereich zwischen „Schwarz" und „Weiß" des Musters linear unterteilten, besaßen gleiche Häufigkeit. Ihre Reihenfolge wurde durch Auslosen bestimmt. Die Höhe eines bestimmten Wertes dieser Helligkeitsfunktion hing daher nicht von den vorher aufgetretenen Werten ab. Die Breite jedes der 72 Graustreifen war 5°. Das Streifenmuster wurde bei neun verschiedenen Geschwindigkeiten geboten.

Die Bienen zeigten auf Bewegung dieses Musters in einem Geschwindigkeitsbereich von über zwei Zehnerpotenzen Mitreaktionen. Der Reaktionsverlauf ist in Abb. 15 dargestellt.

Die im Versuch gebotene Helligkeitsfolge war nicht völlig zufällig, da sie sich nach jeweils einer Zylinderumdrehung wiederholte, also ein Periodizitätsintervall von 360° besaß. Eine Reaktionskurve auf die Bewegung eines Musters mit der Grundwellenlänge $\lambda = 360°$ muß nach dem Ergebnis des Abschnittes C 2 ihr Maximum bei einer Winkelgeschwindigkeit von etwa 3000°/sec besitzen. Die in Abb. 15 dargestellten Reaktionen haben ihr Maximum jedoch bei einer Winkelgeschwindigkeit von 198°/sec. Bei dieser Geschwindigkeit erreichen auch die Reaktionen auf die Bewegung einer äquidistant periodischen Helligkeitsverteilung mit der Grundwellenlänge $\lambda = 20°$ ihr Maximum (Abb. 12). Möglicherweise hängt dies zusammen damit, daß nach Abschnitt C 2 die stärkst möglichen Reaktionen auf Periodizitätsintervalle von 20° ($= 4\,\Delta\varphi$) zustandekommen. (Eine Komponente mit dieser Länge ist in der Fourier-Summe der statistisch zufälligen Helligkeitsfunktion neben anderen ganzzahligen Bruchteilen der größten darin auftretenden Wellenlänge von 360° enthalten.)

D. Die Abhängigkeit der Reaktion von den in Streifenzylindern enthaltenen Helligkeitsunterschieden und von der Beleuchtungsstärke

In den folgenden Experimenten wurden Zylinder aus weißem oder schwarzem Karton verwendet, die zwei einander gegenüberliegende 34,5° breite Graustreifen trugen. Diese Graustreifen bestanden aus Photopapier, das verschieden stark belichtet worden war, um die jeweils gewünschten Grauwerte zu erhalten. (In einem der Zylinder wurde an Stelle von geschwärztem Photopapier schwarzer Samt benutzt.)

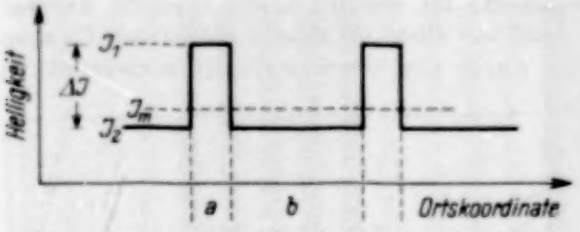


Abb. 16. Helligkeitsverlauf eines Streifenzylinders

Abb. 16 erklärt die in den folgenden Abschnitten benutzten Bezeichnungen Helligkeitsunterschied ΔI und mittlere Helligkeit I_m. a ist der Bereich eines Streifenzylinders, in dem die reflektierte Lichtintensität gleich I_1, und b der Bereich, in dem sie I_2 ist. Der Helligkeitsunterschied ΔI bezeichnet die Differenz zwischen I_1 und I_2. Die mittlere Helligkeit I_m eines Streifenzylinders ergibt sich aus den zu den jeweiligen Bereichen a und b proportionalen Anteilen von I_1 und I_2 zu $I_m = (a I_1 + b I_2) : (a + b)$.

1. Reaktionen auf Streifenzylinder mit verschiedenen Helligkeitsunterschieden

HASSENSTEIN (1958) konnte an *Chlorophanus* nachweisen, daß dessen optomotorische Reaktion dem Produkt aus Helligkeitsunterschieden folgt, die nacheinander benachbarte Ommatidien treffen. Ein späteres Experiment zeigt unmittelbar ein nahezu quadratisches Ansteigen der Reaktion des Käfers mit dem Helligkeitsunterschied bewegter Streifenzylinder. Wie wirkt sich die Variation von Helligkeitsunterschieden auf die Biene aus?

In einem ersten Experiment wurden den Bienen — bei konstanter Winkelgeschwindigkeit von 792°/sec — sechs Zylinder geboten, die Streifen jeweils verschiedenen Grauwertes auf *weißem* Grunde trugen. Es variierte also mit den Streifenzylindern bei konstantem I_2 das über dem Bereich a auftretende I_1 und damit der Helligkeitsunterschied ΔI. Das Ergebnis dieses Versuches ist die Kurve w in Abb. 17. Die Reaktionen steigen mit linear wachsendem ΔI annähernd quadratisch an. Nur die Reaktion auf den Zylinder mit dem stärksten Helligkeitsunterschied weicht von der zum Vergleich eingezeichneten Parabel zu stärkeren Reaktionen hin ab.

In einem zweiten Experiment wurden mit derselben Winkelgeschwindigkeit fünf Zylinder geboten, die Graustreifen verschiedener Helligkeit auf *schwarzem* Grunde trugen. Auch in diesem Falle stieg die Reaktion mit linear wachsendem ΔI nahezu quadratisch an (Abb. 17, Kurve s), wie der Vergleich mit der gestrichelt eingezeichneten Parabel zeigt. Der Anstieg ist jedoch wesentlich steiler als in Kurve w.

Das Ergebnis jedes einzelnen der beiden vorstehenden Versuche stimmt im Prinzip — quadratisches Ansteigen der Reaktion mit dem Helligkeitsunterschied —

mit den an *Chlorophanus* gefundenen Ergebnissen überein. Bei *Chlorophanus* war jedoch der Zusammenhang zwischen Reiz und Reaktion unabhängig davon, ob sich die Graustreifen variierender Helligkeit auf weißem oder schwarzem Grund befanden.

Die Bienen reagierten bei gleichem Helligkeitsunterschied ΔI verschieden stark, wenn der Helligkeitswechsel statt zwischen Schwarz und dem jeweiligen Grau zwischen Grau und Weiß erfolgte. Mit anderen Worten: Der Helligkeitsbereich, in welchem der Helligkeitswechsel geboten wurde, beeinflußte die Reaktion; je höher bei gleichem ΔI der Helligkeitsbereich, desto geringer die Reaktion.

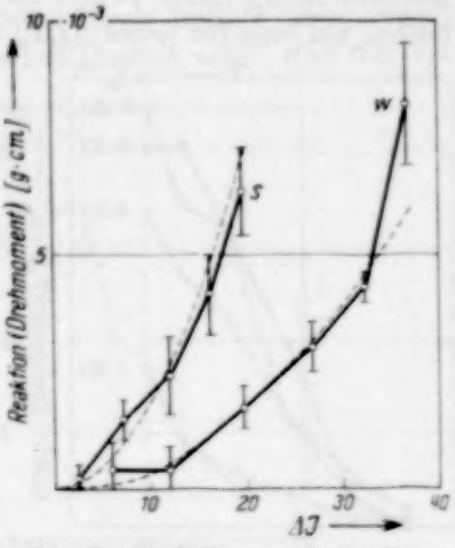


Abb. 17. Reaktionen auf die Bewegung von Streifenzylindern mit verschiedenem Helligkeitsunterschied ΔI. Kurve *w*: Graustreifen auf weißem Grund. Kurve *s*: Graustreifen auf schwarzem Grund. In beide Kurven wurden zum Vergleich Parabeln zweiter Ordnung eingezeichnet. (Jeweils Mittelwerte aus sieben Einzelkurven)

2. Änderung des Helligkeitsunterschiedes bei verschieden starker Beleuchtung der Streifenzylinder

Die Änderung des Helligkeitsbereiches wurde in den nun folgenden Experimenten durch die Änderung der Beleuchtungsstärke vorgenommen. Mit Ausnahme des Abschnittes B waren in allen bisher durchgeführten Experimenten die Streifenzylinder mit drei Birnen durch ein Neutralfilter angestrahlt worden, das $^1/_{12}$ des Lichtes durchließ. Durch Änderung dieses Filters und Dazuschalten von drei weiteren Birnen wurde die Beleuchtungsstärke einmal um den Faktor 6 und zweimal um je den Faktor 2 erhöht. Das erste Experiment des vorangegangenen Abschnittes — Variation der Helligkeit von Graustreifen auf weißem Grund — wurde bei jeder dieser Beleuchtungsstärken wiederholt.

Der Helligkeitsbereich wurde in der Darstellung der Ergebnisse in Abb. 18 charakterisiert durch die mittlere Helligkeit I_m der Streifenzylinder. Diese Größe gestattet die Bezeichnung des Helligkeitsbereiches unabhängig davon, ob er durch die Beleuchtungsstärke oder wie in Abschnitt D 1 durch das Verhältnis der hellen zu den dunklen Flächen eines Streifenzylinders geändert wurde. (Die I_m der verschiedenen Streifenzylinder waren — bei konstanter Beleuchtung — nicht völlig gleich, sondern änderten sich mit dem Helligkeitswert der Graustreifen. Die im Verhältnis zum weißen Bereich geringe Breite der Graustreifen — 19% der Gesamtlänge des Streifenzylinders — hielt diese Änderung jedoch in engen Grenzen.) Die Reaktionen wurden entsprechend dem experimentellen Vorgehen über $\Delta I/I_m$ aufgetragen. Jede Kurve der Abb. 18 gibt also die Reaktionen auf die gleiche Reihe von Streifenzylindern bei verschiedener Beleuchtungsstärke wieder. Die bei geringster Beleuchtungsstärke aufgenommene Kurve ist die schon in Abb. 17 dargestellte Kurve *w*.

Abb. 18 zeigt, daß die Reaktionskurven mit der Erhöhung der Beleuchtungsstärke steiler anwachsen. Zugleich gehen sie über in einen

Verlauf, dessen Form mehr einer Geraden ähnlich ist. Die Steilheit der Kurven scheint jedoch einen Endwert zu erreichen: die beiden Kurven mit den höchsten I_m fallen praktisch zusammen. Für diese beiden Kurven gilt also, daß bei gleichem $\Delta I/I_m$ die Reaktionen gleich stark sind. Trägt man die Meßpunkte über I_m auf und verbindet die Punkte gleichen $\Delta I/I_m$ (Abb. 19), so ist dies deutlicher zu erkennen. Die Kurven laufen auf eine für jedes $\Delta I/I_m$ charakteristische Reaktionsstärke zu, die

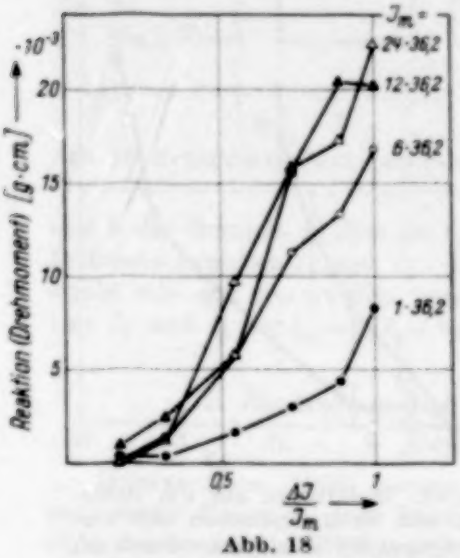


Abb. 18

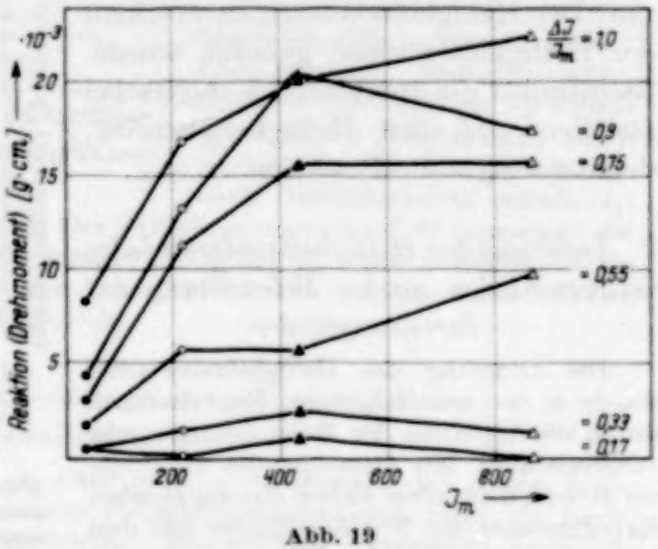


Abb. 19

Abb. 18. Abhängigkeit der Reaktion vom relativen Helligkeitsunterschied bei vier verschiedenen Beleuchtungsstärken. (Mittelwerte aus ● sieben, ○ vier, ▲ sechs, △ vier Einzelkurven)

Abb. 19. Die Werte der Abb. 18 über I_m aufgetragen. Jede Kurve repräsentiert die Reaktionen auf einen bestimmten Streifenzylinder bei verschieden starker Beleuchtung

sich trotz Änderung von I_m nicht mehr ändert. Das heißt, für den Intensitätsbereich, der über etwa $I_m = 400$ liegt, hängt die Reaktion nur noch von $\Delta I/I_m$ ab. Dieses Ergebnis — konstante Reaktion bei konstantem $\Delta I/I_m$ — entspricht dem im Weberschen Gesetz formulierten Reiz-Reaktions-Zusammenhang. Es wird somit die Wahrnehmung der optischen Umwelt dadurch unabhängig vom Helligkeitsbereich, daß jeweils der *relative* Helligkeitsunterschied ausgewertet wird. Dies gilt jedoch nicht unbeschränkt für jeden Helligkeitsbereich. Beim Übergang zu niedriger Helligkeit darf, so zeigt Abb. 19, um eine konstante Reaktion zu erhalten, ΔI nicht so stark erniedrigt werden wie I_m; d.h. $\Delta I/I_m$ muß erhöht werden.

3. Variation der Winkelgeschwindigkeit bei verschiedener Beleuchtungsstärke

Das in Abschnitt C 4 beschriebene Streifenmuster aus statistisch zufällig aneinandergereihten Helligkeitswerten wurde im folgenden Versuch bei gegenüber dem Versuch des Abschnittes C 4 zwölfmal so heller

Beleuchtung geboten. Die Reaktionen wurden dadurch verstärkt (vgl. Abb. 20 und 15). Die mittlere Helligkeit des Streifenmusters aus zufällig verteilten Helligkeitswerten wurde durch die erhöhte Beleuchtungsstärke von $I_m = 19$ auf $I_m = 228$ heraufgesetzt. Diese Änderung liegt in dem Bereich der Abszisse der Abb. 19, in dem sich die Reaktion durch Variation von I_m bei konstantem $\Delta I/I_m$ stark ändert.

Die Verlagerung der Maximalreaktion durch hellere Beleuchtung um den Faktor 2—4 zu höheren Geschwindigkeiten zeigt, daß die Ver-

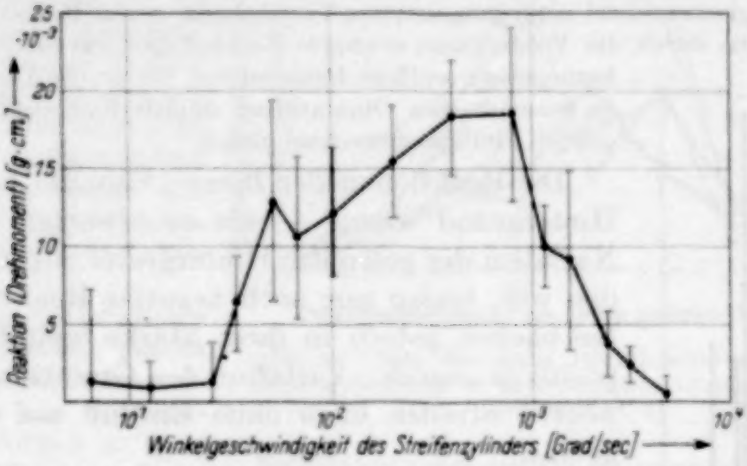


Abb. 20. Reaktionen auf verschiedene Winkelgeschwindigkeit eines Streifenzylinders mit statistisch zufälliger Helligkeitsverteilung bei hoher Beleuchtungsstärke. (Mittelwerte aus durchschnittlich 14 Messungen je Punkt)

stärkung der Reaktion bei verschiedenen Geschwindigkeiten nicht gleichmäßig erfolgte. Sie wirkte sich bei hohen Geschwindigkeiten (Helligkeitswechsel-Frequenzen) viel mehr aus als bei niedrigen. Die Änderung der Beleuchtungsstärke war frequenzabhängig verschieden stark wahrgenommen worden. Die Häufigkeit, mit der Helligkeitswechsel in jedem Ommatidium erfolgen, beeinflußt demnach seine Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede. Diese Empfindlichkeit wird nicht nur von den Helligkeitswerten als solchen, sondern auch von der Dauer ihres Auftretens bestimmt. Das vorliegende Experiment weist somit die Funktion einer Adaptation in der Reizauswertung nach, eines dynamischen Vorgangs, der in der zeitlichen Änderung einer vom jeweiligen Helligkeitswechsel abhängigen Größe besteht.

4. Rotierende Graustreifen vor feststehendem Hintergrund aus hellen und dunklen Streifen

Der rotierende durchsichtige Plexiglaszylinder (Innendurchmesser 20 cm) trug in regelmäßigen Abständen drei 43° breite senkrechte Streifen aus grauem Photokarton. Er befand sich im Zentrum eines größeren feststehenden Zylinders (Innendurchmesser 25 cm), der entweder weißen Karton oder ein Muster aus gleichbreiten, senkrechten hellen und dunklen Streifen trug. Die Winkelbreite dieser Streifen

war gleich dem Winkelabstand, den die Mittelpunkte der Öffnungen des Rasterzylinders im Innern der Versuchsanordnung hatten. Das Streifenmuster des Hintergrundes wurde so angeordnet, daß vor den Öffnungen des Rasterzylinders abwechselnd helle und dunkle Streifen standen.

Ein bewegter Graustreifen erzeugte mit seiner Vorderkante in einem auf den dunklen Streifen des Hintergrundes blickenden Ommatidium einen Helligkeitswechsel von Dunkel nach Hell (positiver Helligkeitswechsel) und unmittelbar darauf im nächsten, auf den hellen Streifen des Hintergrundes blickenden Ommatidium einen Wechsel von Hell nach Dunkel (negativer Helligkeitswechsel). Die Hinterkante des Graustreifens erzeugte wiederum in aufeinanderfolgenden Ommatidien Helligkeitswechsel entgegengesetzten Vorzeichens, deren Reihenfolge lediglich gegen die durch die Vorderkante erzeugte Reihenfolge vertauscht war. Bei homogenem weißem Hintergrund waren die Vorzeichen der in benachbarten Ommatidien unmittelbar aufeinander folgenden Helligkeitswechsel gleich.

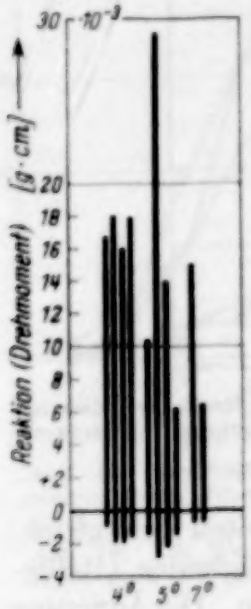


Abb. 21. Rotierende Graustreifen führten vor weißem Hintergrund zu positiven, vor hell-dunkel gestreiftem zu negativen Reaktionen. Jeder Balken gibt die Reaktionen einer Biene in diesen beiden Situationen wieder. Die Gradangaben beziehen sich auf die Entfernung der Schlitze im Rasterzylinder und die (stets ebenso große) Streifenbreite des Hintergrundes. Winkelgeschwindigkeiten zwischen 396 und 1530°/sec

Die Reaktionen der Biene (Abb. 21) bei weißem Hintergrund waren — wie zu erwarten — positiv. Nachdem der gestreifte Hintergrund eingeführt worden war, traten nur noch negative Reaktionen auf. Sie blieben jedoch in ihrer Stärke weit hinter den positiven zurück. Variation des Grauwertes der bewegten Streifen blieb ohne Einfluß auf dieses Ergebnis.

Die Grundlage für die Korrelationsauswertung als funktionellem Prinzip des Bewegungssehens des Käfers *Chlorophanus viridis* wurde von HASSENSTEIN und REICHARDT (1956) in der Multiplikation der von benachbarten Ommatidien kommenden Meldungen auf Helligkeitsänderungen gefunden. Der annähernd quadratische Anstieg der Reaktionen der Biene mit linear wachsenden Helligkeitsunterschieden (Abschnitt D1) wies auf ein gleiches Funktionsprinzip in der Biene hin. Die eben geschilderten Experimente beweisen auch die Auswertung der Vorzeichen von Helligkeitswechseln im Sinne einer Multiplikation für das Bewegungssehen der Biene.

E. Der Unterschied der Reaktionsstärke verschiedener Bienen

Die Reaktionskurven verschiedener Bienen auf ein gleiches Reizprogramm wichen oftmals stark voneinander ab. Abb. 22 zeigt dafür ein typisches Beispiel. Die Abweichungen der Kurven voneinander beziehen sich vor allem auf ihre Amplituden. Die Reaktionen der niedrigsten Kurve sind im Mittel dreimal schwä-

cher als die der höchsten. Die anderen Charakteristika des Kurvenverlaufes — Geschwindigkeitsbereich, Abszissenwert des Maximum, Verhältnis der Flankensteilheit — sind offenbar nicht betroffen.

Um dies näher zu untersuchen, wurden diese Kurven auf die gleiche mittlere Amplitude gebracht, d.h. nach der für die Auswertung der Messungen beschriebenen Methode normiert. Das Ergebnis (Abb. 23) bestätigt, daß alle Kurven annähernd die gleiche Form besitzen. Eine Kurve weicht an zwei, eine weitere an einem von neun Meßpunkten stark von den übrigen Meßwerten ab. Diese Punkte ändern den Mittelwert aller Messungen an diesen Stellen nur wenig, sie äußern sich vor allem in einer erhöhten Streuung an diesen Stellen (s. Abb. 15).

Abb. 22. Jede der sechs Reaktionskurven wurde an einer anderen Biene aufgenommen. (Reizgebung wie in Abschnitt C 5)

Der trotz verschiedener Höhe annähernd gleiche Verlauf der Reaktionskurven spricht für die funktionelle Gleichheit im Reiz-Reaktions-Zusammenhang. Die verschiedenen Bienen werteten die Bewegungsreize in gleicher Weise aus. Die unterschiedliche Reaktionsstärke scheint ihren Grund in einer individuell verschieden starken Übersetzung der zentralnervösen Auswerteergebnisse in das von den Effektoren erzeugte Drehmoment zu haben. Denkbar sind z.B. Unterschiede in Muskelkraft, Ausbildung der Flügel, Alter und Fütterungszustand.

Abb. 23. Die Kurven der Abb. 22 auf gleichen Flächeninhalt normiert

F. Diskussion

1. Vergleich mit dem Bewegungssehen von Chlorophanus

Die Reaktionen der Biene und *Chlorophanus'* auf variable Geschwindigkeit eines Streifenmusters stimmen in den allgemeinen Merkmalen der Eingipfligkeit der Reaktionskurve und des — im größten Bereich — logarithmischen An- und Abstieges überein. Das Optimum der Bewegungswahrnehmung der Biene liegt jedoch bei einer Helligkeitswechsel-Frequenz von 8—10 Hz, das von *Chlorophanus* bei 0,5—1 Hz. Nach

AUTRUM und STOECKER (1950), die an der Biene ein „schnelles" Elektroretinogramm gemessen haben, war ein Unterschied in dieser Richtung zu erwarten. Zugleich sind auch die gemessenen Reaktionsverläufe beider Insekten verschieden. Während dieser Verlauf bei *Chlorophanus* (über logarithmischer Geschwindigkeitsskala) die Form einer symmetrischen Glockenkurve besitzt, unterscheiden sich bei der Biene die Steilheit von Anstieg und Abstieg, wodurch sie eine asymmetrische und spitze Form erhält. Wachsende Beleuchtungsstärke ändert jedoch die Kurvenform, da das Maximum zu höheren Helligkeitswechsel-Frequenzen verlagert wird. (WOLF 1934 wies eine solche Helligkeitsabhängigkeit für die kritische Flimmerfrequenz der Biene nach.) Da die Experimente an *Chlorophanus* bei etwa $^1/_{10}$ der schwächsten in dieser Arbeit verwendeten Beleuchtungsstärke vorgenommen wurden (Unterschiede in der spektralen Zusammensetzung des Glühlichts sind dabei nicht berücksichtigt), kann für gleich niedrige Beleuchtungsstärke eine Annäherung der Form der Reaktionskurve der Biene an die von *Chlorophanus* (und eine Verringerung des oben angegebenen Unterschieds im Frequenzoptimum der Bewegungswahrnehmung) angenommen werden. — Beiden Insekten gemeinsam ist die Fähigkeit, die Bewegung eines Musters aus statistisch zufällig aneinandergereihten Helligkeitswerten wahrnehmen zu können. Diese Fähigkeit konnte REICHARDT (1957) durch eine systemtheoretische Analyse des Bewegungssehens von *Chlorophanus* zurückführen auf die Auswertung von Reizdaten nach dem Korrelationsprinzip. Diese Analyse gründete sich auf den experimentellen Befund, daß von benachbarten Ommatidien kommende Meldungen über Helligkeitswechsel miteinander multipliziert werden. Ein solcher Zusammenhang wurde in dieser Arbeit auch an der Biene gefunden. Die Auswertung von Helligkeitswechseln nach den für die Multiplikation geltenden Regeln beweist Abschnitt D 1 für die Beträge von Helligkeitswechseln und Abschnitt D 4 für ihre Vorzeichen. (Der noch nicht erklärbare quantitative Unterschied zwischen positiven und negativen Reaktionen in Abschnitt D 4 berührt nicht die grundsätzliche Aussage dieses Experimentes über die Auswertung der Vorzeichen von Helligkeitswechseln.) Mit hoher Wahrscheinlichkeit liegt also dem Bewegungssehen der Biene das gleiche Prinzip zugrunde wie dem Bewegungssehen von *Chlorophanus*.

Dieses Prinzip scheint jedoch bei der Biene in modifizierter Form verwirklicht zu sein. Experimentell und theoretisch konnte an *Chlorophanus* gezeigt werden, daß die Übertragung der Reizdaten von den lichtempfindlichen Eingängen bis zu den die Korrelation ausführenden Einheiten in linearer Weise erfolgt (REICHARDT 1957, HASSENSTEIN 1959)[1]. Bereits

[1] Wurde z. B. eine Reizanordnung geschaffen, die die Superposition zweier anderer Reizanordnungen darstellte, so war die Reaktion darauf gleich der Summe der Reaktionen auf jede einzelne der Reizanordnungen.

die Ergebnisse der Abschnitte C 3 und C 4 schlossen für die Biene diesen einfachen Zusammenhang aus. Sie bewiesen, daß Reaktionen auf Helligkeitsfolgen, die aus Komponenten verschiedener Periodizität zusammengesetzt worden waren, nicht durch die Summation der von jeder einzelnen dieser Komponenten gelieferten Beiträge erklärt werden können. Die Biene hat also in den gebotenen Mustern mehr als die Summe verschieden frequenter Komponenten gesehen. Dies legt die Vermutung nahe, daß Elemente der Formwahrnehmung beim Zustandekommen der Reaktion eine Rolle gespielt haben. Nach Hertz (1933/34) ist für die Biene bei der Wahrnehmung von Mustern neben der Auswertung von Kontrast und Frequenzgehalt auch die Auswertung eines weiteren Parameters, den sie „figurale Qualität" nannte, zu erwarten.

Unmittelbar anschaulich zeigten die Ergebnisse des Kapitels D die nichtlineare Übertragung von Reizdaten bei der Biene. Es wurde die Wirkung eines Adaptations-Vorganges nachgewiesen, der die Helligkeitsunterschiede nicht in ihrer absoluten Größe, sondern bezogen auf den jeweiligen Helligkeitsbereich, in welchem sie geboten wurden, überträgt. Je stärker die Wirkung dieses Adaptations-Vorgangs war, um so mehr unterschieden sich die Reaktionen von Biene und *Chlorophanus*: die wie bei *Chlorophanus* annähernd quadratische Reaktionskurve auf variierenden Helligkeitsunterschied ist bei heller Beleuchtung eher einer Geraden ähnlich, die Asymmetrie der Reaktionskurve auf variierende Geschwindigkeit wächst mit der Beleuchtungsstärke. — Ob die beschriebenen Äußerungen nichtlinearer Übertragung der Meldungen vom optischen Reiz zur Reaktion des Tieres eine gemeinsame funktionelle Ursache haben, können erst weitere Untersuchungen zeigen.

2. Zur Frage der Schwelle der optomotorischen Reaktion der Biene

Die umfangreichsten Untersuchungen der Reaktion der Biene auf Bewegungen in ihrer optischen Umwelt wurden bisher von Hecht und Wolf (1929) und Wolf (1933—1935) durchgeführt. Ihre Ergebnisse über die Intensitätsunterscheidung in Abhängigkeit von der Absolutintensität stimmen qualitativ mit den in dieser Arbeit berichteten überein, wenn man die von ihnen gemessene Schwellenreaktion als eine schwache Reaktion konstanter Stärke auffaßt. (Schneidet man z. B. die Kurvenschar der Abb. 20 bei einer konstanten Reaktion, so erhält man — wie auch von Wolf angegeben — mit fallendem I_m Punkte wachsenden $\Delta I/I_m$.) Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß die genannten Autoren eine auf physiologischen Grenzbedingungen der Lichtsinneszellen der Biene beruhende Schwellenreaktion beobachtet haben, wie sie in ihrer theoretischen Erklärung der Ergebnisse annehmen. Denn in der vorliegenden Arbeit näherten sich bei jedem der untersuchten Parameter die Reaktionen mit geringer werdender Stärke

ohne Unstetigkeitsstelle der Nullinie. Daß dies nicht an einer zu unempfindlichen Meßmethode lag, äußert sich z. B. darin, daß die von WOLF (1934) angegebene Grenze für die Wahrnehmung der Frequenz von Helligkeitsänderungen (2,4 Hz und 52,6 Hz) weit unter- und überschritten wurden. Mit der hier angewandten Methodik wurden Reaktionen noch bei 0,108 Hz und 150 Hz gemessen (AUTRUM und STOECKER 1950, bei unbeschränktem Gesichtsfeld der Biene 220 Hz).

Herrn Prof. Dr. B. HASSENSTEIN danke ich für die Anregung dieser Arbeit. Ihm und Herrn Dr. W. REICHARDT bin ich für Förderung der Arbeit und hilfreiche Kritik zu großem Dank verpflichtet. Herrn Dipl. Phys. H. WENKING danke ich besonders für Hilfe und Rat beim Aufbau der Meßapparatur, Herrn Dr. D. VARJÚ für die Diskussion mathematischer Fragen. Herrn Feinmechanikermeister H. BRAUN danke ich für den Bau des Doppelspulensystems.

Zusammenfassung

Es wurde eine Apparatur entwickelt, die es erlaubt, von fixiert fliegenden Insekten ausgeübte Drehmomente nach Richtung und Stärke zu messen. Mit ihr wurde die optomotorische Reaktion der Biene in der senkrechten Drehtrommel untersucht (Abb. 1—4 und 7).

1. Der maximale Abstand, über den Bewegungsreize wahrgenommen werden, beträgt in horizontaler Richtung 7—8° (etwa drei Ommatidienbreiten). Die von HECHT und WOLF (1929) aufgestellte Hypothese der Adaptation des Bienenauges auf Grund unterschiedlicher Schwelle der Ommatidien kann nicht aufrecht erhalten werden, da sie die Aufnahme von Bewegungsreizen zwischen Ommatidien fordert, die bis zu 47° voneinander entfernt sind.

2. Wurde durch einen feststehenden Zylinder mit senkrechten Schlitzen der Biene nur in bestimmten Abständen Ausblick auf das bewegte Muster aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen gewährt, so änderte sich die Reaktionsrichtung in Abhängigkeit von der Periodenlänge des Musters. Die Gesetzmäßigkeit, mit der Reaktionen in Richtung und gegen die Richtung der objektiven Musterbewegung erfolgten, wird diskutiert (Abb. 8 und 9).

3. Reaktionskurven auf veränderliche Winkelgeschwindigkeit periodischer Muster verschiedener Grundwellenlänge überstrichen einen Geschwindigkeitsbereich von zwei bis drei Zehnerpotenzen. Je größer die Grundwellenlänge, in desto höheren Geschwindigkeitsbereichen lagen die Reaktionskurven. Maximale Reaktionen erfolgten stets beim gleichen Verhältnis von Winkelgeschwindigkeit zu Grundwellenlänge, d. h. einer gleichen Helligkeitswechsel-Frequenz von 8—10 Hz (Abb. 10 und 11).

4. Ein Muster mit sinusförmigem Helligkeitsverlauf führte bei variabler Geschwindigkeit zu einer weniger als halb so hohen Reaktions-

kurve gleicher Form und Lage auf der Geschwindigkeitsskala wie ein regelmäßiges Schwarz-Weiß-Muster gleicher Periodenlänge (Abb. 12).

5. Überlagerung zweier Helligkeitsverteilungen verschiedener Periodizität rief Reaktionen hervor, die sich nicht ausschließlich durch eine Überlagerung der auf jede einzelne dieser Helligkeitsverteilungen erfolgten Reaktionen beschreiben ließen. Dies machte eine Wechselwirkung zwischen verschieden frequenten Fourier-Komponenten der gebotenen Helligkeitsverteilung bei der Auswertung der Bewegungsreize wahrscheinlich (Abb. 13 und 14).

6. Die Bewegung einer statistisch zufälligen Helligkeitsverteilung führte zu Mitreaktionen in einem Geschwindigkeitsbereich von zwei bis drei Zehnerpotenzen (Maximum bei 200°/sec). Die Form der Kurve glich der, wie sie auch auf die Bewegung periodischer Helligkeitsverteilungen zustandegekommen war (Abb. 15).

7. Linear wachsende Helligkeitsunterschiede in gleichschnell bewegten Mustern führten zu einem annähernd quadratischen Anstieg der Reaktion (Abb. 17).

8. Erhöhung der Beleuchtungsstärke ließ die Reaktionen bis zu einem konstanten Endwert anwachsen, der vom Verhältnis des Helligkeitsunterschiedes zur Beleuchtungsstärke bestimmt wurde (Abb. 18 und 19).

9. Mit wachsender Beleuchtungsstärke verschob sich das Optimum der Bewegungswahrnehmung zu höheren Helligkeitswechsel-Frequenzen.

10. Grauflächen, die vor einem Hintergrund aus hellen und dunklen Streifen rotierten, riefen schwache Gegenreaktionen hervor (Abb. 21).

11. Die Unterschiede der Reaktionsstärke von Biene zu Biene beruhten nicht auf einer verschiedenen Auswertung der in das Zentralnervensystem gelangenden Meldungen, sondern auf einer individuell verschieden starken Übersetzung der Auswertungsergebnisse in die Reaktion (Abb. 22 und 23).

Literatur

Autrum, H., u. M. Stoecker: Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges. Z. Naturforsch. **5b**, 38—43 (1950).

Baumgärtner, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. **7**, 56—143 (1928).

Buddenbrock, W. v., u. I. Moller-Racke: Untersuchungen über die Optomotorik und die retinalen Bildverschiebungen bei den Kornkäfern *Calandra oryzae* und *Calandra granaria*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **65**, 219—236 (1954).

Fraenkel, G.: Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch-nervösen Rhythmen bei Insekten. I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. Z. vergl. Physiol. **16**, 371—391 (1932).

Frisch, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb. **35**, 1 (1914).

Gaffron, M.: Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 299—337 (1934).

GAVEL, L. v.: Die „kritische Streifenbreite" als Maß der Sehschärfe bei *Drosophila melanogaster*. Z. vergl. Physiol. **27**, 89—135 (1940).

HASSENSTEIN, B.: Wandernde geometrische Interferenzfiguren im Insektenauge. Naturwissenschaften **37**, 45—46 (1950).

— Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. Z. vergl. Physiol. **33**, 301—326 (1951).

— Über die Wahrnehmung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern. Z. vergl. Physiol. **40**, 556—592 (1958).

— Die Stärke von optokinetischen Reaktionen auf verschiedene Mustergeschwindigkeiten. Z. Naturforsch. **13b**, 1—6 (1958).

— Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster. (Nach Messungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Z. Naturforsch. **14b**, 659—674 (1959).

—, u. W. REICHARDT: Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. Z. Naturforsch. **11b**, 513—524 (1956).

HECHT, S., and E. WOLF: The visual acuity of the honeybee. J. gen. Physiol. **12**, 727—760 (1929).

HERAN, H.: Versuche über die Windkompensation der Bienen. Naturwissenschaften **42**, 132—133 (1955).

— Fluggeschwindigkeitswahrnehmung der Honigbiene. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Graz, S. 331—338, 1957.

HERTZ, M.: Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. **53**, 10—40 (1933).

— Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. Z. vergl. Physiol. **20**, 430—449 (1933); **21**, 579—603 (1934); **21**, 604—615 (1934).

KÜPFMÜLLER, K.: Die Systemtheorie der Nachrichtenübertragung. Stuttgart: S. Hirzel 1949.

MITTELSTAEDT, H.: Zur Analyse physiologischer Regelungssysteme. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Wilhelmshaven, S. 150—157, 1951.

PORTILLO, J. DEL: Beziehungen zwischen den Öffnungswinkeln der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgaben. Z. vergl. Physiol. **23**, 100—145 (1936).

REICHARDT, W.: Autokorrelationsauswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. Z. Naturforsch. **12b**, 448—457 (1957).

SCHALLER, F.: Die optomotorische Komponente bei der Flugsteuerung der Insekten. Zool. Beitr. **5**, 483—496 (1960).

STELLWAAG, F.: Wie steuern die Insekten während des Fluges? Boil. Zbl. **36**, 30—44 (1916).

TRUXAL, D.: Control Engineers Handbook. New York: Mc. Graw Hill 1958.

WOLF, E.: Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten. Z. vergl. Physiol. **20**, 151—161 (1933).

— The visual intensity discrimination of the honeybee. J. gen. Physiol. **16**, 407—421 (1933).

— On the relation between measurement of intensity discrimination and of visual acuity in the honeybee. J. gen. Physiol. **16**, 773—786 (1933).

— Critical frequency of flickers as a function of illumination and of visual acuity in the honeybee. J. gen. Physiol. **17**, 9—19 (1934).

—, and G. ZERRAHN-WOLF: The dark adaptation of the honey bee. J. gen. Physiol. **19** (1936).

Dr. PETER KUNZE,
z. Z. Department of Zoology, Yale University, New Haven,
Connecticut, U.S.A.

Autorenverzeichnis des 44. Bandes

Addink, A. D. F. s. Veerdonk, F. C. G. van de and J. W. Huismans. S. 323

Albrecht, G., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung einiger Insektenfette. S. 487

Al-Gauhari, A. E. I., Die Widerstandsfähigkeit der Tauben gegen Insulin im Zusammenhang mit den α-Zellen der Langerhansschen Inseln. S. 41

Bogenschütz, H., Vergleichende Untersuchungen über die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bei Fischen. S. 626

Bornschein, H., Zur Netzhautfunktion des Alpenmurmeltiers *Marmota marmota* (L.). S. 262

DeCoursey, P. J., Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, *Glaucomys volans*. S. 331

Ferreri, E., La fosfomonoesterasi alcalina e la D-L-alanil-glicina dipeptidasi nell'intestino di *Murex trunculus* L. Ricerche biochimiche ed istochimiche. S. 242

Hamdorf, K., Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gibb.) durch die Umweltfaktoren O_2-Partialdruck und Temperatur. S. 523

Huber, F., Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. S. 60

Huismans, J. W. s. Veerdonk, F. C. G. van de and A. D. F. Addink. S. 323

Jones, N. R., and J. Murray, Nucleotide concentration in codling (*Gadus callarias*) muscle passing through *Rigor mortis* at 0°. S. 174

Keller, L. R., Untersuchungen über den Geruchssinn der Spinnenart *Cupiennius salei* Keyserling. S. 576

Khalil, F., and M. Yanni, Studies on carbohydrates in reptiles. III. Seasonal changes of glycogen content of tissues, and of relative weights of organs of Uromastyx aegyptia. S. 355

— — Studies on carbohydrates in reptiles. IV. Effect of adrenaline on blood glucose and tissue glycogen in Uromastyx aegyptia. S. 363

Kirschfeld, K., Quantitative Beziehungen zwischen Lichtreiz und monophasischem Elektroretinogramm bei Rüsselkäfern. S. 371

Knülle, W., Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). S. 463

Kolb, A., Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. S. 550

Krishnakumaran, A., A comparative study of the arachnid cuticle. II. Chemical nature. S. 478

Kunze, P., Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. S. 656

Lehmann, H.-D. s. Vogel, G., u. R. Madus. S. 258

Lüdicke, M., Die Kennzeichnung der Zuwachsstreifen in der wachsenden Konturfeder mit Hilfe von radioaktivem Natriumsulfat. S. 133

— Über die Aufnahme von radioaktivem Schwefel in die wachsende Vogelfeder nach Applikation von ^{35}S-Methioninlösungen. S. 414

Madus, R. s. Vogel, G., u. H.-D. Lehmann. S. 258

Möhres, F. P. s. Schneider, H. S. 1

Moody, M. F., and J. R. Parriss, The discrimination of polarized light by *Octopus:* A behavioural and morphological study. S. 268

Murray, J. s. Jones, N. R. S. 174

Nachtigall, W., Zur Lokomotionsmechanik schwimmender Dipterenlarven. I. Mitteilung. Schwimmen ohne Ruderorgane. Ceratopogoniden und Chironomiden. S. 509

Neuhaus, W., Reaktionen des Hundes gegenüber Filmen und seine Raumtiefewahrnehmung. S. 613

Parriss, J. R. s. Moody, M. F. S. 268

Precht, H., Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales (*Anguilla vulgaris* L.) I. S. 451

Rensing, L., Aktivitätsperiodik des Wasserläufers *Velia currens* F. S. 292

Roessler, H. P., Versuche zur geruchlichen Anlockung weiblicher Stechmücken (*Aëdes aegypti* L., Culicidae). S. 184

Schlabritzky, E., Untersuchungen am Herzschlag von Embryonen und Imagines der Wanderheuschrecke (Locusta migratoria migratorioides R. et F., Orthopteroidea). S. 232

Schlabritzky, E., Die Beeinflussung der embryonalen Dorsal-Kontraktionen durch Nervenextrakte und Acetylcholin bei der Wanderheuschrecke (Locusta migratoria migratorioides R. et F.). S. 237

Schneider, H., u. F. P. Möhres, Die Ohrbewegungen der Hufeisenfledermäuse (*Chiroptera, Rhinolophidae*) und der Mechanismus des Bildhörens. S. 1

Veerdonk, F. C. G. van de, J. W. Huismans and A. D. F. Addink, A melanocyte-stimulating substance in the skin secretion of *Xenopus laevis*. S. 323

Vogel, G., R. Madus u. H.-D. Lehmann, Einige Daten zum Blutbild des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.). S. 258

Wagner, H. O., Schilddrüse und Federausfall. S. 565

Yanni, M. s. Khalil, F. S. 355, 363